Über den Einfluß des Lichtes auf das Öffnen und Schließen einiger Blüten

---

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der Philosophischen Fakultät der Albert-Ludwigs-Universität in Freiburg i. B.

vorgelegt von

Rose Stoppel

Mit 1 Abbildung und 39 Kurven im Text

ACAD. LUGD BAT. BIBL.

Jena
Verlag von Gustav Fischer
1910

Dekan:
Professor Dr. Neumann

Referent:
Professor Dr. Oltmanns

(Abdruck aus der Zeitschrift für Botanik, 2. Jahrgang, Heft 6)

I. Einleitung.

Über die Bewegungen der Laub- und Blumenblätter finden sich, abgesehen von den ältesten Bemerkungen, in der Literatur zuerst bei Linné (1763) genauere Beobachtungen. Von ihm stammen auch die Bezeichnungen des »Schlafes« und des »Wachens« der Blüten für den geschlossenen bezw. offenen Zustand.

Er teilt die Pflanzen bekanntlich ein in:

1. Meteorici, d. h. solche, deren Blüten sich nicht zu einer bestimmten Tageszeit entfalten, sondern sich nach den Witterungsverhältnissen richten;

2. Tropici, d. h. solche, deren Blüten sich morgens öffnen und abends schließen, die Zeit der Bewegungen aber mit der Jahreszeit verschieben; und

3. Aequinoctiales, solche Blüten, deren Öffnungs- und Schließzeit unabhängig von der Außenwelt fest bestimmt ist. Die zu dieser Gruppe gehörigen Pflanzen benutzt er zur Zusammenstellung seiner Blumenuhr.

Diese Einteilung läßt erkennen, daß Linné, ohne das Experiment zu Hilfe zu nehmen, Unterschiede in der Reaktionsfähigkeit der Blüten schon erkannt hat. Die folgenden Versuche zeigen freilich, daß sich die dritte Gruppe nicht so scharf von den beiden anderen trennen läßt, da auch hier die Außenfaktoren maßgebend für die Bewegungen eingreifen. Die Blumenuhr ist daher auch keineswegs zuverlässig.

De Candolle (1835) legte sich die Frage vor, inwieweit äußere Einflüsse maßgebend sind für die Entwicklung der Pflanzen.

Von diesem Gedanken ausgehend machte er als Erster experimentelle Untersuchungen auch über die Schlafbewegungen der Blüten. Er beleuchtete die Blüten nachts mit Argandschen Lampen und verdunkelte die Pflanzen tagsüber. Auf diese Weise gelang es ihm bei Mirabilis Jalappa und einigen anderen Blüten die Zeit der Öffnung und des Schlusses um 12 Stunden zu verschieben. Da bei anderen Versuchen die Resultate bei den verschiedenen Pflanzen nicht übereinstimmten, kam er zu der Überzeugung, »daß der Reiz des Lichtes, wennschon er sehr komplizierten Gesetzen unterworfen ist, dennoch augenscheinlich auf die Blüten einwirkt«.

Später wiederholten Meyen (1839) und Hoffmann (1850) die Versuche de Candolles, die sie bestätigen konnten. Etwas wesentlich Neues brachten sie so wenig wie Treviranus (1838).

Hand in Hand mit den Untersuchungen über die Ursachen der Schlafbewegungen gingen diejenigen über den Mechanismus derselben. Die älteren Untersuchungen von Dutrochet (1836), Ratschinsky (1858) und Hofmeister (1862) sind ohne Bedeutung, erst Pfeffer (1873) zeigte durch mikroskopische Messungen, daß bei den Blumenblättern wie bei den gelenklosen Laubblättern ungleiches Wachstum die Ursache der Bewegung ist. Es handelt sich also nach Pfeffers Terminologie um Nutationsbewegungen im Gegensatz zu den Variationsbewegungen, d. h. den durch Turgorveränderung verursachten Schwingungen von Gelenkblättern.

Batalin, der unabhängig von Pfeffer 1873 Messungen anstellte, bestätigte, daß die Bewegungen vieler Organe auf ungleichzeitigem Wachstum der Gelenkhälften beruhen.

War nunmehr die Frage nach der Mechanik der Bewegungen gelöst, so war doch noch keine befriedigende Antwort auf die Frage nach ihrem Zustandekommen gefunden. Es wurden mehr Vermutungen geäußert als Beweise erbracht.

Nach Hofmeister (1862) sollten Licht und Temperatur nur die Regulatoren der periodischen Bewegungen, nicht ihre Ursache sein, ein Standpunkt, der nach den vorliegenden Versuchen nicht wahrscheinlich ist und keinesfalls in allen Fällen zutrifft.

Sachs versuchte 1863 den Einfluß des Lichtes auf die Blüten einer Analyse zu unterziehen. Er stellte fest, daß die Pflanze

durch anhaltende Lichtwirkung in einen reizbaren Zustand versetzt wird, so daß z. B. nach Erschütterung bei Mimosa eine Reaktion erfolgt. Dauernde Dunkelheit dagegen bewirkt einen Zustand der Starre. Ist die Pflanze jedoch in dem durch Licht hervorgebrachten beweglichen Zustand, so wirkt der Wechsel der Beleuchtung als Reiz, und Zunahme des Lichtes führt das Blatt in die Tagstellung über, Abnahme in die Nachtstellung. Neben den Lichtwirkungen nimmt Sachs aber noch eine autonome Tätigkeit der Pflanze bei dem Zustandekommen der Schlafbewegungen an, denn er sagt **37**, 469: »Die periodische Bewegung an sich ist unabhängig von dem Wechsel der Beleuchtung, aber die periodische Bewegung in dem Zeitmaß, wie sie unter gewöhnlichen Verhältnissen auftritt, wird durch den Lichtreiz bestimmt«. Einige Ausnahmefälle führen ihn zu der Überzeugung, daß dieser Satz keine allgemeine Gültigkeit hat.

Wenngleich Sachs seine Vorgänger in der Behandlung des Problems dadurch weit übertraf, daß er die Wirkung der in Betracht kommenden Faktoren, nämlich die autonomen Bewegungen und das Licht, als Stimmungs- und als Reizfaktor von einander trennte, so sind seine Schlußfolgerungen dennoch nicht immer einwandsfrei. Ich kann z. B. Sachs nicht beistimmen, wenn er den Zustand der Dunkelstarre bei Mimosa pudica nicht als eine pathologische Erscheinung ansieht, weil sich die Reaktionsfähigkeit bei Veränderung der Außenfaktoren wieder einstellt. Nicht jeder pathologische Zustand muß gleich unheilbar sein. Bleiben die Pflanzen aber zu lange in Dunkelheit, so gehen sie ein. Folglich wird auch ihr allgemeiner Zustand durch die Dunkelheit geschädigt und nicht nur die Reizempfindlichkeit aufgehoben.

Auf die Arbeit von Royer (1868) will ich trotz mancher guten Beobachtung des Verf. nicht eingehen. Seine Versuche waren zu ungenau, um zu der Lösung des Problems beizutragen.

Im Gegensatz dazu zeichnen sich die Untersuchungen von P. Bert (1870) durch ihre Gründlichkeit aus. Sie beziehen sich leider nur auf die Schlafbewegungen von Mimosa pudica. Da er seine Beobachtungen auch auf die Nachtstunden ausdehnte, stellte er fest, daß die Tagstellung noch während der Dunkelheit, die Nachtstellung aber noch bei Tageslicht von der Pflanze

eingenommen wird. Diese Tatsache steht scheinbar im Widerspruch mit der Annahme von Sachs, daß die Zunahme des Lichtes die Blätter in die Tagstellung, die Abnahme in die Nachtstellung überführt. Es würde zu weit führen, wenn ich die Deutung Berts hinsichtlich dieser Befunde, sowie seine Untersuchungen über den Einfluß verschiedenfarbigen Lichtes und den Mechanismus der Bewegungen hier wiedergeben wollte, besonders, da die von ihm berührten Fragen nur in einem losen Zusammenhang stehen mit denjenigen der vorliegenden Arbeit.

Aus demselben Grunde übergehe ich zahlreiche Angaben in der Literatur, die sich nur auf die Bewegungen der Laubblätter beziehen.

Den Bewegungen der Blüten schenkte Pfeffer (1873) noch weiterhin seine Aufmerksamkeit. Er fand, daß einige Blüten wiederholt und zu jeder Tageszeit durch Temperatur- und Lichtwechsel zu Öffnungs- und Schließbewegungen zu bringen sind, andere vermögen erst nach einer gewissen Ruheperiode die nächste ausgiebige Bewegung auszuführen. Diesen Unterschied sah Pfeffer nur als einen graduellen an, da viele Übergänge zu finden sind, denn auch bei den schnell reagierenden Blüten (Crocus, Tulipa) konnte abends weit schwerer eine Öffnung erzielt werden als morgens.

Aus zahlreichen Versuchen ergab sich, daß einige Blüten mehr auf Temperaturschwankungen, andere auf Lichtwechsel reagierten.

2 Jahre später (1875) fügte Pfeffer den früheren Beobachtungen noch eine Anzahl neuer und theoretisch wichtiger Erörterungen hinzu. Er unterscheidet hinsichtlich ihrer Entstehung 3 verschiedene Arten der Bewegungen:

1. die durch äußere Reize ausgelösten,
2. Nachschwingungen, die darin bestehen, daß bei Konstanz der Außenbedingungen eine durch einen Reiz eingeleitete Schwingung auch nach Aufhören des Reizes mit abnehmender Amplitude noch einige Zeit fortdauert,
3. autonome Bewegungen. Hierunter versteht er Bewegungen, die nicht durch äußere Anstöße eingeleitet werden. Diese autonomen Bewegungen konnte Pfeffer nur an Gelenkpflanzen beobachten, zweifelt jedoch auch bei nutierenden Organen nicht an ihrer Existenz.

Die täglichen Bewegungen kommen nach Pfeffers Ansicht zustande durch eine Summation der Erfolge des täglichen paratonischen Reizes und der Nachwirkungen der auf die Pflanze an den vorhergehenden Tagen ausgeübten Reize.

Ein prinzipieller Unterschied zwischen den Bewegungen der Blätter und der Blüten war nicht zu konstatieren. Dunkelstarre trat jedoch nur an chlorophyllhaltigen Blattorganen ein.

Seine Untersuchungen führten Pfeffer zu folgender Überzeugung (S. 172): »Der tägliche Beleuchtungswechsel ist also nicht Regulator einer erblichen Bewegung, sondern bedingende Ursache der täglichen Bewegung«.

Die Resultate Pfeffers wurden durch eine neuere Arbeit (1907) noch wesentlich erweitert. Ich will sie vorgreifend hier gleich besprechen. Da die Bewegungen der Blätter automatisch auf einer rotierenden Trommel aufgezeichnet wurden, entstanden Kurven, die eine wertvolle Grundlage für neue theoretische Erörterungen wurden. Pfeffer beschränkte sich nur auf die Untersuchung der Bewegungen von Laubblättern.

Was das Reaktionsvermögen anbetrifft, so unterscheidet er unter den Versuchsobjekten zwei verschiedene Typen. Dem einen Typus gehören die Blättchen von Albizzia und Mimosa an. Er ist dadurch charakterisiert, daß die Reaktionen sehr schnell eintreten, so daß die Tagstellung durch die Belichtung am Morgen, die Nachtstellung durch die abnehmende Helligkeit am Abend induziert wird. Bei dem zweiten Typus, der besonders durch Phaseolus und den Blattstiel von Mimosa vertreten ist, tritt eine Reaktion nach Belichtung erst so spät ein, daß der Übergang zur Nachtstellung bedingt wird durch die Lichtwirkung am Morgen. Pfeffer glaubt, daß Übergänge zwischen beiden Typen existieren, um so mehr als die Reaktionszeit eine veränderliche Größe ist.

Nachschwingungen waren bei konstanten Außenbedingungen stets zu beobachten, entsprechen jedoch in ihrem Tempo nicht dem vorher induzierten Rhythmus, sondern halten Perioden ein, die sich 24 Stunden mehr oder weniger nähern.

Bei den schnell reagierenden Objekten konnten rhythmische Bewegungen schon bei 3-, 2- oder 1stündigem Beleuchtungswechsel erzielt werden, bei Phaseolus wurden nur die autonomen

Bewegungen durch den häufigen Lichtwechsel alteriert; eine Anpassung der Bewegungen an den Lichtwechsel fand bei dieser Pflanze erst vom 6 : 6 stündigen Beleuchtungswechsel an statt. Bei einem 18 : 18 stündigen Rhythmus senkten sich die Blätter in der Lichtperiode wie bei dem 12 : 12 stündigen, begannen jedoch in derselben Periode auch schon wieder die Bewegung zur Tagstellung, die beim 12 : 12 stündigen Lichtwechsel erst im Dunkeln erfolgt. Während der 18 stündigen Dunkelperiode führten die Blätter starke Schwingungen um die dem Tage entsprechende Stellung aus. Nach dem Einsetzen des Lichtes kehrten sie dann wieder in die Nachtstellung zurück. Also auch bei diesem Versuch fand eine Anpassung der Bewegungen an das Tempo des Lichtwechsels statt.

Die autonome Bewegungstätigkeit zeigte sich bei den verschiedenen Pflanzen in verschiedenem Grade ausgebildet, war aber überall zu konstatieren. Sie trat zurück, sobald die Pflanzen durch aitionastische Reaktionen in Anspruch genommen wurden.

Was das Zustandekommen der Schlafbewegungen anbetrifft, so behielt Pfeffer seine früheren Ansichten bei. Inwieweit seine Ansicht, daß das Reaktionsvermögen der Blüten ähnliche Verhältnisse bietet wie das der Blätter, den Tatsachen entspricht, soll in der vorliegenden Arbeit diskutiert werden.

Wertvolle Angaben über den Einfluß des Lichtes auf das Öffnen und Schließen der Blüten finden wir in der Arbeit von Oltmanns (1895).

Unter den periodisch sich öffnenden Blüten unterscheidet Oltmanns Frühschließer und Spätschließer. Zu der ersten Gruppe gehört Tragopogon brevirostre, dessen Blüten sich morgens zwischen 6 und 7 Uhr öffnen und an hellen Tagen schon zwischen 9 und 10 Uhr sich wieder schließen. Der Beginn der Schließbewegung tritt früher ein, wenn die Blüten stark belichtet oder aber sehr stark beschattet wurden, während sie bei mittlerer Beleuchtung ohne Schattendecke länger geöffnet blieben. Diese auffallenden Ergebnisse konnte Oltmanns durch weitere Versuche erklären. Der Schluß der Blüten wird nicht nur durch Verdunkelung veranlaßt, sondern auch durch anhaltende intensive Belichtung. Durch die Arbeit

Pfeffers (1907) wurden ähnliche Verhältnisse auch bei Laubblättern festgestellt.

Als Versuchsobjekt für die Spätschließer diente Bellis perennis. Die Blüten öffnen sich je nach dem Standort zwischen 7 und 9 Uhr morgens und schließen sich zwischen 1 und 4 Uhr nachmittags. Belichtung begünstigt die Öffnungsbewegung, Verdunkelung die Schließbewegung. Pfeffers Angaben, daß eine Verdunkelung am Morgen nur schwer, am Nachmittag aber leicht und vollkommen die Schließbewegung herbeiführt, wurden bestätigt, denn es schlossen sich die zuletzt verdunkelten Blüten zuerst, die früher verdunkelten zuletzt. — Blüten, die tags zuvor zeitig verdunkelt waren, öffneten sich am nächsten Morgen früher. Somit befördert bei diesen Blüten Dunkelheit auch die Öffnungsbewegung. — Waren dagegen die Blüten nachts mit 2 Argandschen Lampen belichtet, so trat die Öffnungsbewegung später ein, als bei den Kontrollpflanzen; also begünstigt Licht den Schluß.

Oltmanns schließt aus seinen Versuchen, daß die vorgängige Belichtung eine unerläßliche Bedingung ist für den Schluß durch Lichtverminderung, die vorgängige Verdunkelung unentbehrlich für das Öffnen durch Licht. In dem Verhalten der Früh- und Spätschließer sieht er keinen prinzipiellen Unterschied, ebenso wenig wie in dem der ephemeren und periodisch sich öffnenden Blüten.

Diese Resultate waren eine Ergänzung zu den Beobachtungen von Sachs. Es geht aus ihnen jedoch nicht hervor, inwieweit die Veränderung der Stimmung nach Lichtwechsel oder autonome Bewegungen maßgebend sind für das Zustandekommen der Schlafbewegungen.

Eine Arbeit von Jost (1898) zeigt, daß dieser letzte Faktor bei den Bewegungen der Blüten nicht übersehen werden darf. Er fand nämlich, daß bei Tulipa, Taraxacum und Crocus nach einer durch Temperaturerhöhung bewirkten Öffnungsbewegung bei fernerhin konstanter Temperatur eine Schließbewegung folgt, die freilich meist nicht zum vollständigen Schlusse führt. Bei Crocus tritt die Gegenreaktion erst nach längerer Zeit ein.

Die letzten experimentellen Untersuchungen über den Schlaf der Blüten wurden von P. Hensel (1905) veröffentlicht. Es

wird der Einfluß der Luftfeuchtigkeit, der Temperatur und des Lichts auf die Blütenbewegungen geprüft, freilich ohne künstliche Beleuchtung bei den Versuchen zu Hilfe zu nehmen. Da der Wassergehalt der Luft keinen Einfluß ausübt, und die Blüten sich auch im Dunkeln öffnen, glaubt Hensel in der Temperatur allein die Ursache der Schlafbewegungen suchen zu müssen. Die Versuche lassen die Berechtigung dieses Schlusses nicht erkennen.

Außer den besprochenen Arbeiten finden sich in der Literatur noch zahlreiche Notizen über die Bewegungen der Blüten.

Burgerstein versuchte (1902) durch wenig überzeugende Einwände, Pfeffers Angaben zu widerlegen, daß die Bewegungen der Blüten auf Wachstum beruhen.

Kerner (1891), Hansgirg (1896) und Burgerstein (1901) geben lange Listen von ephemeren und periodisch sich öffnenden Blüten.

Auch auf die biologische Bedeutung der Blütenbewegungen machte Kerner aufmerksam. Er sieht darin eine Schutzvorrichtung vor zu starker Betauung des Pollens. Da diese Frage in der vorliegenden Arbeit nicht berührt wird, so übergehe ich auch die Ausführung von Ch. und F. Darwin sowie Stahl bezüglich der biologischen Bedeutung der Laubblattbewegungen.

Zum Schluß muß ich noch auf einige Arbeiten eingehen, die sich freilich nur mit den Bewegungen der Laubblätter beschäftigen, aber bei der allgemeinen Diskussion nicht übergangen werden dürfen. Es sind in erster Linie die Publikationen von Jost 1895 u. 97. Er beobachtete die Bewegungen einiger Laubblätter, die sich in einem dunkeln Raum befanden, während der untere Teil der Pflanze am Licht stand. Dadurch wurde vermieden, daß das Allgemeinbefinden der Pflanze durch den Lichtmangel litt. Die beobachteten Blätter, die sich schon unter Lichtabschluß entwickelt hatten, führten Bewegungen aus, die annähernd die Tagesperiode einhielten. Jost sieht diese Bewegungen teils als Nachwirkungen, teils als die Folge von Temperaturschwankungen an. Die Wirkung der Temperatur ist jedoch nicht bei allen Pflanzen die gleiche. Bei Mimosa pudica soll plötzliche Erwärmung das Zusammenlegen der Blättchen, eine langsame dagegen Auseinanderschlagen zur Folge haben, Abkühlung be-

wirkt wiederum Nachtstellung. Abkühlung hat außerdem noch zur Folge, daß die Blätter empfindlicher werden für geringe Erwärmung, eine Beobachtung, die derjenigen von Oltmanns bei Blüten entspricht, daß Dunkelheit die Vorbedingung ist für die Lichtöffnung. — Bei Phaseolus multiflorus liegen die Verhältnisse einfacher. Nach jeder Erwärmung beobachtete Jost Heben des Blattes, nach Abkühlung Senken. Dies entspricht nicht den Befunden Pfeffers, der im Gegenteil bei Phaseolus vitellinus durch Temperatursteigerung Senken, durch Temperaturabnahme Heben feststellen konnte. Jost sieht wegen der Schwierigkeiten bei der Versuchsanstellung seine Anschauungen noch nicht als definitiv erwiesen an.

Es wäre sehr zu wünschen, daß durch weitere Versuche nach der von Jost angegebenen Methode die Bewegungen der Blätter im dunkeln Raum noch näher untersucht würden. —

Als letzte ist noch die Arbeit von Semon (1905) zu nennen, die sich nur mit dem Einfluß des Lichtes auf die Bewegungen der Laubblätter beschäftigt. Er versuchte als Erster mit Hilfe einer 10-kerzigen Kohlenfadenlampe den Keimlingen von Albizzia lophanta einen Bewegungsrhythmus anzugewöhnen, der kürzer oder länger war als der normale Tagesrhythmus. Dies gelang ihm jedoch nicht. Keimlinge, die nie dem Wechsel der täglichen Beleuchtung ausgesetzt gewesen waren, zeigten stets neben den durch den Lichtwechsel ausgelösten Reaktionen noch Schwingungen, die in ihrem Tempo ungefähr den Tagesperioden entsprachen. Semon schließt daraus auf eine erbliche Disposition, die Schlafbewegungen in einer 24-stündigen Periode auszuführen. Auf diese ererbte Disposition führt er auch die von Pfeffer als Nachschwingungen bezeichneten Bewegungen zurück. Ihr Ausklingen bei Konstanz der Außenbedingungen sieht er als einen pathologischen Zustand an.

Trotz der zahlreichen Arbeiten, die sich mit dem Zustandekommen der Schlafbewegungen bei den Pflanzen beschäftigen, gibt das vorhandene Material, besonders was die Blütenbewegungen anbetrifft, noch durchaus kein klares Bild. Ich habe mir in der vorliegenden Arbeit die Aufgabe gestellt, zu untersuchen, was für einen Einfluß das Licht auf die Bewegungen der Blüten hat, und inwieweit andere Faktoren maßgebend sind. Aus ver-

schiedenen in erster Linie technischen Gründen ist die Aufgabe leider nur zum kleinen Teil als gelöst zu betrachten.

II. Versuchsanordnung.

Bei den ersten orientierenden Versuchen wurden verschiedene Spezies von Nymphaea, außerdem Taraxacum officinale, Calendula arvensis und Bellis perennis verwendet. Obgleich Nymphaea ein interessantes Versuchsobjekt zu sein schien, arbeitete ich später nicht mehr mit dieser Pflanze, da bei den gegebenen Versuchsbedingungen nur abgeschnittene Knospen und Blüten gebraucht werden konnten. Taraxacum eignete sich nicht, da die Blütezeit eines Köpfchens in der wärmeren Jahreszeit nur 2 bis 3 Tage beträgt. In der vorliegenden Arbeit sind daher nur die Versuche mit Calendula arvensis und Bellis perennis besprochen. Calendula wurde aus Samen wild wachsender Pflanzen (aus der Rheinebene) erzogen. Ein Teil des Samenmaterials stammte aus dem botanischen Garten in München. Für die Versuche mit Bellis wurden junge, wild wachsende Pflänzchen ausgehoben und einzeln in kleine Töpfe gepflanzt. Es kamen nur kräftige, gut bewurzelte Pflanzen zur Verwendung.

Als Lichtquelle dienten entweder 2 Tantallampen von je 50 Kerzen oder eine Hochspannungs-Bogenlampe mit luftabgeschlossenem Lichtbogen, die mit 7 Ampere und 82 Volt brannte und eine Lichtintensität von ca. 900 Kerzen hatte.

Die Bogenlampe hatte eine Brenndauer von 80—100 Stunden. Das Auswechseln der Kohlen ließ sich in 3—5 Minuten machen. Da in dieser Zwischenzeit der Versuchsraum durch eine andere Lampe erleuchtet wurde, war der durch das verminderte Licht ausgelöste Reiz bei den Blüten so gering, daß eine Reaktion niemals zu bemerken war. Um das Licht der Lampe möglichst auszunutzen, war ein Gipsschirm angebracht, der die Strahlen nach unten reflektierte. Die Versuchsanordnung mit der Bogenlampe zeigt Abb. 1.

Die Lampe (a) hing an der Decke des zu den Versuchen benutzten Gewächshäuschens. Der Gipsschirm (b) reflektierte die Strahlen der Lampe so, daß sich ein Lichtkegel bildete, in dem die Versuchspflanzen (c) aufgestellt wurden. Zwischen Lampe und Pflanzen in 40 cm Entfernung von diesen war auf

einer Stellage ein Glasgefäß (d) aufgestellt. Dieses wurde dauernd mit Wasser, das durch den Schlauch (e) zuströmte, gefüllt. Der Heber (f) hielt das Niveau in der Schale stets auf gleicher Höhe. Der Zufluß wurde so reguliert, daß keine Temperaturerhöhung unter der Schale im Vergleich zu dem vorderen Teil des Versuchsraumes war, in dem die verdunkelten Pflanzen standen. Durch das zuströmende Wasser wurde in der Schale eine leichte Wellenbewegung verursacht. Die geringen Lichtdifferenzen, die die Reflexion der Strahlen an dem Gipsschirm verursachte, wurden dadurch unterhalb der Schale noch vermindert. Um einen Teil der ultravioletten Strahlen zu eliminieren, die in dem Licht der Bogenlampe sehr stark vertreten sind, tropfte aus einer Flasche mit Kaliumbichromat (g) regelmäßig etwas Lösung, die sich mit dem zufließenden Wasser mischte und ihm eine schwache Gelbfärbung gab.

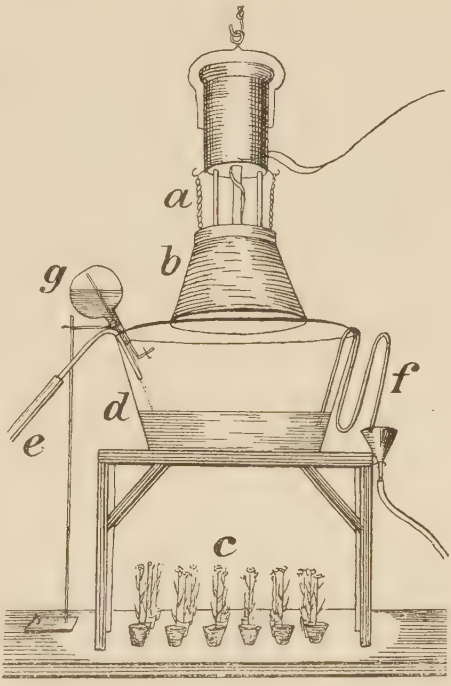


Abb. 1.

Die Aufstellung mit Tantallampen war entsprechend, nur wurde da stets mit beiden Lampen gleichzeitig beleuchtet und kein Reflektor und keine Kaliumbichromatlösung angewendet. Die Pflanzen standen in diesem Fall nur in einer Entfernung von 20 cm unter der Kühlschale.

Das Gewächshaus war ein Erd-Sattelhaus. Die Fenster waren mit Lagen von Stroh und Brettern und einer ca. 10 cm dicken Erdschicht bedeckt. Das Dach des Häuschens war mit Gras besät. Durch diese Vorkehrungen wurden plötzliche, starke

Temperaturschwankungen im Innern vermieden. Während eines Versuches, der mindestens 8 Tage dauerte, betrugen sie selten mehr als 5°, während eines Tages allerhöchstens 2—3°, blieben jedoch meist in engeren Grenzen.

Die Temperatur wurde mit einem guten Thermometer bestimmt, das möglichst in der Nähe der beobachteten Blüten lag. Temperaturintervalle unter 1° sind nur durch Schätzung gefunden. Diese Bestimmungen genügten, da Calendula innerhalb weiter Grenzen unabhängig von der Temperatur ihre Bewegungen ausführt, wie sich aus verschiedenen Versuchen ergibt, die im speziellen Teil näher besprochen werden sollen. Bellis reagiert auf geringe Temperatur-Schwankungen auch nicht merklich, ist allerdings unter gewissen Bedingungen nicht so unempfindlich wie Calendula (vgl. Abschn. III, 2).

Die verdunkelten Pflanzen standen unter Pappzylindern in dem gleichen Raum, der, da der Reflektor das Lampenlicht abblendete, und Tageslicht nicht eindrang, ohnehin nur schwach erleuchtet war.

Für die Bestimmung des Öffnungswinkels der Zungenblüten eines Köpfchens wurde an 2 gegenüberstehenden Zungen je eine möglichst feine Kapillare von ca. 2 cm Länge mit Gummi arabicum angeklebt. Diese Art der Befestigung beeinträchtigte weder die Entwicklung noch die Bewegung der Blumenblätter. Der Winkel, den diese Kapillaren einschlossen, wurde bestimmt durch jedesmaliges Anlegen eines gewöhnlichen Gradmessers. Dieser zeigte die Einteilung hell auf schwarzem Grunde, wodurch das Ablesen sehr erleichtert wurde, da sich die Kapillaren besser abhoben.

Die Ablesungen wurden, von vereinzelten Ausnahmen abgesehen, am Tage sowohl wie in der Nacht alle 2 Stunden vorgenommen.

Um mir leichter einen Überblick über die erhaltenen Resultate zu verschaffen, habe ich die Ergebnisse beinahe sämtlicher Versuche als Kurven ausgezeichnet. Eine größere Anzahl davon sind im Text wiedergegeben. Die Winkel sind auf der Ordinate abgetragen. Es entspricht ein Teilstrich 4°. Die Zeit ist auf der Abszisse notiert; ein Teilstrich bedeutet 2 Stunden.

Die Kurven sind so gezeichnet, daß die verstärkte Linie auf 8 Uhr abends fällt. Die Zeit zwischen 8 Uhr abends und 8 Uhr morgens ist durch den stärkeren Strich am oberen resp. unteren Rande hervorgehoben. Die Ablesungszeiten sind jedesmal durch einen Punkt in der Kurve markiert. Die unterbrochene Linie entspricht den Bewegungen im Licht, die fortlaufende Linie den während der Dunkelheit ausgeführten.

Da es nicht möglich ist, die Kurven sämtlicher Versuche im Text wiederzugeben, so ist aus den meisten Versuchsreihen nur je eine reproduziert. Einige weitere sind aus den Protokollen zu rekonstruieren. Da hier auch die Temperaturangaben bei jeder Ablesung berücksichtigt sind, geben die Protokolle ein Bild über die durchschnittlichen Schwankungen während eines Versuches. Übrigens ist bei den Kurven jedesmal die höchste und tiefste Temperatur während der ganzen Versuchszeit angegeben.

Aus den Versuchen von Pfeffer ist bekannt, daß die wachsende Zone bei den Strahlenblüten von Calendula und Bellis dicht über der Blumenkronenröhre in dem untersten, schmalen Teil der Zunge liegt. Bei der Schließbewegung krümmt sich diese Stelle soweit, daß die oberen, verbreiterten Teile zweier gegenüberliegender Blüten anfänglich parallel zueinander stehen, dann sich übereinander neigen. Dadurch wird der Winkel, den die Kapillaren miteinander bilden, bei der Parallelstellung gleich Null oder negativ, was aus dem Vorzeichen in den Protokollen und Kurven zu ersehen ist. Die Parallelstellung entspricht schon einer ziemlich ansehnlichen Öffnungsbewegung.

Der Einfachheit halber soll im folgenden ein Blütenstand als Blume, die Zunge einer Strahlenblüte als Blatt bezeichnet werden.

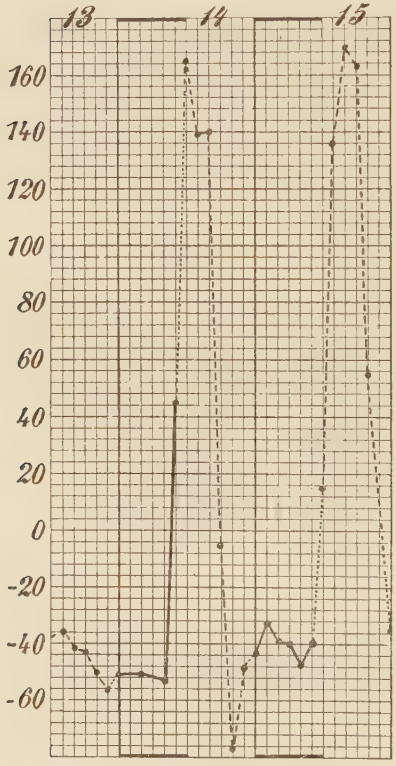
Die Ablesungsfehler betrugen bei einer geöffneten Blume bei einiger Übung höchstens $2—3^0$, wovon ich mich durch wiederholtes Ablesen an derselben Blume überzeugte. Bei einer geschlossenen Blume können sie jedoch ansehnlicher werden, weil die Blättchen sich dann gegenseitig drücken, und dadurch die Kapillaren in eine ganz andere Ebene verschoben werden können. Es darf daher kein zu großer Wert auf die registrierten Be-

wegungen der Blätter bei negativen Winkeln gelegt werden. Für die aus den Versuchen gezogenen Schlüsse sind diese Fehler ohne Belang.

III. Die Versuche.

I. Calendula arvensis.

Calendula arvensis eignet sich für die hier zu besprechenden Versuche besonders deshalb, weil sie schnellwüchsig und reich an Blumen ist. Bei den Exemplaren, die im hiesigen, botanischen Garten im Freien ausgesät waren, öffneten sich die Blumen morgens bald nach 4 Uhr, auch in den Monaten, in denen es um diese Zeit noch dunkel ist. Anfänglich ist die Öffnungsbewegung freilich nur mit Hilfe der bei den folgenden Versuchen angewendeten Methode wahrnehmbar. Hat sich die Blume vollkommen geöffnet, so beginnt sehr bald die Schließbewegung, ungefähr von 11 oder 12 Uhr mittags an. Zuerst ist diese Bewegung zögernd, dann aber sehr schnell, so daß die Blume zwischen 4 und 5 Uhr abends schon vollkommen geschlossen ist. So bleibt sie 10 bis 12 Stunden, um am nächsten Morgen sich wieder zu öffnen. Die Blütezeit einer Blume beträgt etwa 5 Tage. Kurve 1 zeigt die Bewegungen einer Blume die im Freien stand. Die Temperaturangaben und sonstigen Bemerkungen finden sich in dem zugehörigen Protokoll 1, nach dem die Kurve 1 gezeichnet ist.



No. 1. Calendula arvensis. Im Januar ausgesät. Im Gewächshaus unter natürlichen Beleuchtungsverhältnissen geblieben bis zum Ende des Versuches. Temperatur während der Ablesungszeit zwischen 10° und 30°. Die Dämmerungszeiten sind durch die dichter punktierten Linien angegeben.

Protokoll 1 [1]).

Calendula arvensis. Anfang Januar ausgesät. Im Gewächshaus erzogen und beobachtet. Am 15. April abends Versuch abgebrochen.

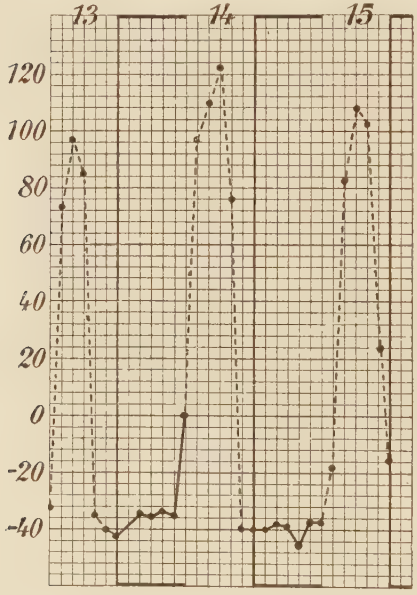
Datum	Zeit	Temp.	Belichtung	a	Datum	Zeit	Temp.	Belichtung	a
13. April	8	12,5	Tageslicht	— 38		4	19,5		— 77
	10			— 35		6	16,2		— 48
	12			— 42		8	14,5		— 43
	2	11,5		— 43		10	13,8		— 33
	4			— 50		12	15,5		— 39
	6	11,5		— 56	15.	2	15,0		— 40
	8	16,0		— 50	April	4	15,2		— 47
	12	17,8		— 50		6	12,0		— 40
14.	4	15,6		— 53		8	14,0		+ 15
	6	14,8		+ 45		10	19,0		136
	8	17,0		165		12	30,0		170
	10	17,2		139		2	27,0		163
	12	17,0		140		4	25,0		55
	2	19,2		— 5		8	17,0		— 34

Zuerst war es erforderlich festzustellen, ob die Blumen bei einem Wechsel des zur Verfügung stehenden künstlichen Lichtes und der Dunkelheit, die Bewegungen ebenso ausführen, wie bei dem Wechsel von Tag und Nacht. Da im April, als diese Versuche gemacht wurden, die Zeit zwischen Sonnenaufgang und -Untergang ungefähr 12 Stunden beträgt, wurde gleichzeitig eine Blume unter der Bogenlampe beobachtet und abwechselnd je 12 Stunden belichtet und verdunkelt (Kurve 2). Die Temperaturdifferenzen waren hier natürlich sehr viel geringer als bei dem Versuch im Freien. Er begann am 13. IV. 09 morgens bei 13,5°, die Temperatur stieg im Laufe des Tages auf 15,5°, fiel bis zum nächsten Morgen um 10 Uhr auf 14°, um dann bis zum Ende des Versuches am 16. morgens langsam auf 16,5° zu steigen. Auf die Temperaturverhältnisse ist an dieser Stelle so genau eingegangen, weil sich aus diesen Angaben, übereinstimmend mit denen Pfeffers, ergibt, daß die Temperaturschwankungen, wenn überhaupt, so doch nur einen ganz minimalen Einfluß auf die Bewegungen dieser Blumen haben. Daher können bei den weiteren Versuchen die kleinen Schwankungen der Temperatur nicht bestimmend gewesen sein für das Zustandekommen der Bewegungen und werden nicht überall genau angeführt.

Die kleineren Ausschläge bei Nr. 2 im Vergleich zu Nr. 1 sind nicht auf den Einfluß des künstlichen Lichtes zurückzuführen, sondern liegen in individuellen Differenzen. In Versuchen mit anderen Exemplaren fielen diese Differenzen fort.

[1]) In der ersten Spalte der Protokolle ist das Datum des Versuchstages eingetragen, in der zweiten die Stunde der Ablesung. Ob es Tag- oder Nachtstunden sind, ergibt sich aus der Anzahl der Ablesungen an dem betreffenden Tag. Die 3. Spalte gibt die Temperatur, die 4. die Belichtungsverhältnisse, wenigstens bei den unter der Lampe ausgeführten Versuchen; bei den übrigen ist nur die Bemerkung »Tageslicht« eingefügt. Mit den Buchstaben a, b, c . . . sind die Versuchspflanzen bezeichnet, in der darunter befindlichen Spalte sind die Öffnungswinkel der betreffenden Blume eingetragen. Die Messungen begannen, wenn nicht eine besondere Bemerkung im Protokoll ist, mit Beginn der Blüte.

Wie aus den Kurven ersichtlich, beginnen beide Blumen sich während der Dunkelheit zu öffnen. Nach wenig Stunden ist der größte Öffnungswinkel erreicht, und die Schließbewegung setzt dann ziemlich schnell ein, wenn die Lichtintensität noch nicht abnimmt. Bei der unter der Bogenlampe beobachteten Blume sind die Wendepunkte immer um einige Stunden später als bei Nr. 1. Dies mag hauptsächlich wohl seinen Grund darin haben, daß Nr. 2 erst belichtet wurde, wenn die Morgendämmerung vorüber war, Nr. 1 also schon längere Zeit vorher einen, wenn auch schwächeren, Lichtgenuß gehabt hatte. Ein erheblicher Unterschied zwischen den Bewegungen der beiden Blumen ist jedenfalls nicht festzustellen. Es ist daher berechtigt, aus den ferneren Ergebnissen der Versuche bei künstlichem Licht einen Rückschluß zu machen auf den Einfluß des Tageslichts auf die Bewegungen der Blumen.

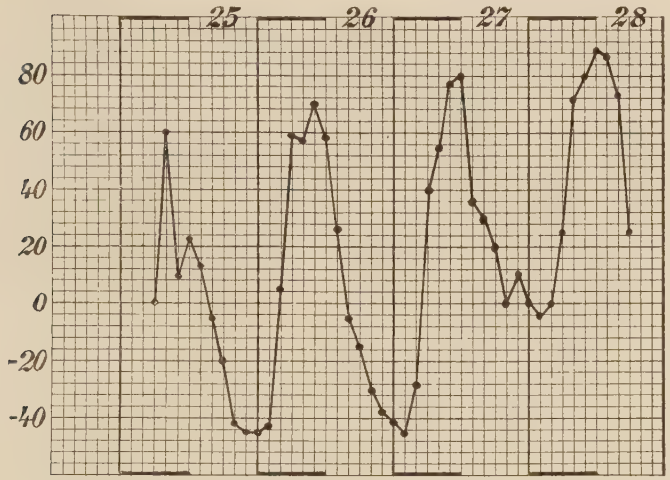


No. 2. Calendula arvensis. Im Januar ausgesät. Im Gewächshaus geblieben bis zum 13. April morgens 8 Uhr. Dann im Versuchshaus abwechselnd 12 Stunden hell, 12 dunkel. Bogenlampe. Temperatur während des Versuches zwischen 13,5° und 16,5°. Am 15. April abends Versuch abgebrochen.

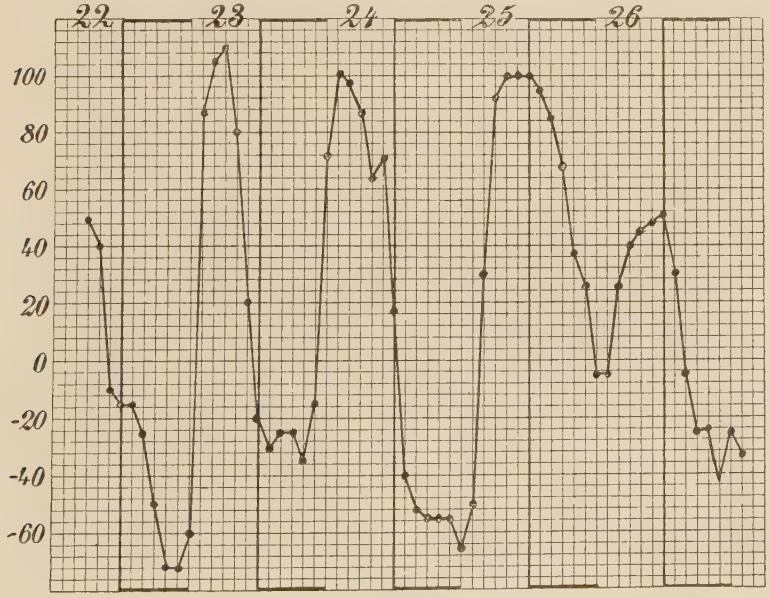
Da für die Beurteilung der übrigen Versuche das Verhalten der Blumen in dauernder Dunkelheit sehr wesentlich ist, so sollen die hierbei erhaltenen Resultate zuerst berücksichtigt werden.

Es zeigte sich, daß sich die Pflanzen mehrere Tage in vollständiger Dunkelheit gut hielten. Die Knospen entwickelten sich weiter normal und blühten auf. Freilich ging es etwas langsamer als bei rhythmisch beleuchteten Pflanzen. Es war gleichgültig, ob die Knospen bis zur Verdunkelung, die etwa 3—4 Tage vor Beginn der ersten Öffnung ihren Anfang nahm, dauernd beleuchtet waren, oder im Freien gestanden hatten, oder irgend einem anderen rhythmischen Beleuchtungswechsel unter der Lampe ausgesetzt gewesen waren. Es mußten nur recht kräftige Pflanzen sein, damit sie eine lange Dunkelperiode überhaupt aushielten. In der Zeit vor dem Aufblühen wurde der Pappzylinder, unter dem die Pflanze stand, nur täglich einmal zur Kontrolle schnell gelüftet. Eine rhythmische Bewegung kann dadurch unmöglich induziert worden sein.

Die Resultate stimmen bei allen Versuchen überein. Beispiele sind in Kurve 3 und 4 wiedergegeben, sowie in Protokoll 10a, wo sich auch die genauen, auf diesen Versuch bezüglichen, Temperaturangaben befinden. In allen Fällen brach die Knospe auf, öffnete sich nicht sehr weit, schloß sich dann, um sich bald zum zweitenmal



No. 3. Calendula arvensis. Seit dem 22. Oktober dauernd verdunkelt. Am 28. Oktober 2 Uhr nachmittags Versuch abgebrochen. Temperatur während des Versuchs zwischen 13,8° und 17,8°. (Siehe S. 384.)



No. 4. Calendula arvensis. Die Pflanze hatte bis zum 19. Oktober zu einem Versuch im 18 : 18 stündigen Beleuchtungswechsel gedient, dann dauernd dunkel. Am 27. Oktober verblühte die Blume. Temperatur während des Versuches zwischen 14° und 18°. (Siehe S. 384.)

etwas weiter zu öffnen. Es folgten dann bis zum Verblühen Bewegungen im 12- bis 13-stündigen Rhythmus. Ich möchte hier gleich dem Einwand begegnen, daß diese Bewegungen durch die Belichtung während des Ablesens bedingt wurden. Zur Kontrolle registrierte ich bei einigen Blüten, die sich im Dunkeln entwickelt hatten, die Bewegungen nicht, sondern beobachtete sie, ohne Messungen anzustellen, in größeren Zeitintervallen. Da das bei geringerer Lichtintensität in noch kürzerer Zeit stattfinden konnte, die Bewegungen aber augenscheinlich dieselben waren, so halte ich es für ausgeschlossen, daß der kurze Lichtreiz während der Dauer der Ablesung die Bewegungen bedingte. Es ist nach den Versuchen von Fröschel nicht ausgeschlossen, daß die Pflanze den Lichtreiz perzipiert hat. Die Bewegungen sind jedoch nicht auf eine derartige Perzeption zurückzuführen.

Den größten Öffnungswinkel erreichten die dauernd verdunkelten Blumen durchaus nicht immer in den Tagesstunden; ebensowenig fand das erste Aufblühen immer am Tage statt. Bei Nr. 3 geht, wie die Kurve zeigt, die Blume z. B. zum erstenmal in der Nacht auf und erreicht auch weiter ihre maximale Öffnung stets in den Nachtstunden. Die Amplitude der Bewegungen ist meist, abgesehen von der ersten Öffnung, während der ganzen Blütezeit die gleiche oder vollständig unregelmäßig. Von einem Ausklingen der Schwingungen, oder auch einem Nachlassen war bei diesen Versuchen, die bis zum Verblühen fortgesetzt wurden, in keinem Fall etwas zu merken.

Erst später soll versucht werden, eine Deutung zu finden für diese in dauernder Dunkelheit stattfindenden Bewegungen. Über den Reiz, den die Dunkelheit auf die Öffnungs- und Schließbewegungen ausübt, war nach diesen Ergebnissen nichts Bestimmtes auszusagen. Ich versuchte nun erst festzustellen, welchen Einfluß das Licht auf die Bewegungen hat.

Knospen verschiedenen Alters wurden bei dauernder Belichtung zur Entwicklung gebracht. Anfangs war ihr Wachstum unter diesen Bedingungen normal. Sobald sich jedoch die gelben Blättchen der Blumen zu zeigen begannen, entwickelten sie sich außerordentlich langsam. Es dauerte gewöhnlich 3 Tage, bis die Blättchen so groß waren, daß die Kapillaren daran befestigt werden konnten. Die Blume öffnete sich dann sehr langsam, ohne größere, regelmäßige Schließbewegungen dazwischen auszuführen (Kurve 5). Im Verlauf von 3—4 Tagen erreicht die Blume eine unvollkommene Tagstellung. Der Öffnungswinkel blieb stets bedeutend kleiner als bei rhythmisch beleuchteten Blumen. Die Schließbewegung, die aus der Kurve am 19. zu ersehen ist, beruht darauf, daß die kräftig entwickelten Blättchen der Zungenblüten allmählich in einen Zustand der Erschlaffung kommen und sich dabei über die Scheibe neigen. Die Scheibenblüten öffneten sich bei dauernder Beleuchtung gar nicht. Es war nur zu erreichen, wenn man die Pflanze einige Zeit ins Dunkle setzte, auch dann noch, wenn die Strahlenblüten schon verblüht waren. — Im Tantallicht schienen sich die Blüten übrigens nicht ganz so schwer zu entwickeln wie im Bogenlicht, und im April etwas leichter als im September. Ob hierbei die Lichtart und die Stimmung der Pflanze, oder ob andere vielleicht zufällige, individuelle Schwankungen hierbei maßgebend sind, müßte noch entschieden werden.

Aus diesen Versuchen läßt sich folgern, daß das Licht einen hemmenden Einfluß auf die Entwicklung der Blumen sowohl als auch auf die periodischen Öffnungsbewegungen hat. Diese Annahme wird noch durch andere Versuche bestätigt, die

weiter unten besprochen werden sollen. Aus dem gleichartigen Einfluß des Lichtes auf die erste Aufblüh- und die späteren Öffnungsbewegungen ist jedoch nicht ohne weiteres zu folgern, daß beide Vorgänge auf gleichartigen Reizerscheinungen beruhen.

Da es sich bei den Versuchen in dauernder Dunkelheit gezeigt hatte, daß das Tempo der Bewegungen ungefähr dem Tagesrhythmus entspricht, der Zeitpunkt der maximalen Öffnung jedoch nicht auf eine bestimmte Tagesstunde fällt, so ließ sich annehmen, daß ein Verschieben der Öffnungs- und Schließzeiten, wie de Candolle es getan hatte, keine Schwierigkeiten machen würde.

Diese Annahme bestätigte sich durchaus. Wurde die Pflanze nachts 12 Stunden beleuchtet und am Tage verdunkelt, so öffneten die Blumen sich nachts und waren

No. 5. Calendula arvensis. Im Januar ausgesät. Im Gewächshaus geblieben bis zum 12. April 6 Uhr abends. Dann dauernde Belichtung mit der Bogenlampe bis zum 19. April abends. Die Strahlenblüten sind aufgeblüht und die Zungen derselben werden am letzten Tage schlaff und fallen nach innen zusammen, wodurch die Schließbewegung am 19. April in der Kurve zustande kommt. Die Scheibenblüten haben sich bis zum Schluß des Versuches noch nicht geöffnet. Temperatur während des Versuches zwischen 16,2° und 19,5°. (Siehe S. 386.)

tagsüber geschlossen. Kurve 6 ist nach solch einem Versuch konstruiert. Die Pflanze wurde vor dem Aufblühen mit Bogenlicht, während der Blüte mit Tantallicht beleuchtet. Die Kurve stimmt vollständig überein mit der einer normal belichteten Pflanze (Kurve 1), d. h. einer solchen, welche jeweils von morgens 8 Uhr bis abends 8 Uhr hell, dann wieder 12 Stunden dunkel stand. Auf die Zacken in der Kurve während der Dunkelheit ist aus dem im Anfang (S. 382) angeführten Grunde nichts zu geben.

Eine Verschiebung der Bewegungen um weniger als 12 Stunden ließ sich durch Veränderung der Belichtungs- und Verdunkelungszeiten ebenso leicht bewirken. Die zu diesem Versuch verwendeten Blumen waren im Freien aufgeblüht, wurden dann 12 Uhr mittags im Versuchshaus dunkel gestellt, von Mitternacht an 12 Stunden belichtet und so fort. Da auch diese Kurve den obigen entspricht, so ist hier nur das Protokoll (2) wiedergegeben.

Protokoll 2.

Calendula arvensis. 2 Pflanzen (a, b) im Freien erzogen und aufgeblüht. Am 26. August mittags 12 Uhr beide dunkel bis Mitternacht usf.

Datum	Zeit	Temperatur	Beleuchtung	a	b	Datum	Zeit	Temperatur	Beleuchtung	a	b
26.	12 mit.	21	dunkel	98	93	28.	2	23		110	185
Aug.	2	21		42	42	Aug.	4	23,2		119	174
	4	20,9		— 35	0		6	22,2		136	185
	8	21		— 29	— 35		8	22,7		110	190
	12	21,3	hell	— 32	— 45		10	20,8		— 40	25
27.	2	20,8		0	+ 15		12	21,9	dunkel	— 55	— 30
	4	19,5		104	147		2	22,1		— 60	0
	6	20		111	145		5	22		— 56	0
	8	20,5		124	143		8	22		verbl.	0
	10	21,5		55	73		10	22			+ 5
	12	21,5	dunkel	+ 5	0		12	21,5	hell		0
	2	22,1		0	0	29.	3				50
	4	22,8		0	0		6	20,3			180
	6	23		5	0		8	20,8			165
	10	22,5		20	20		10	20,4			7
	12	23	hell	43	45		12	20,9			— 50

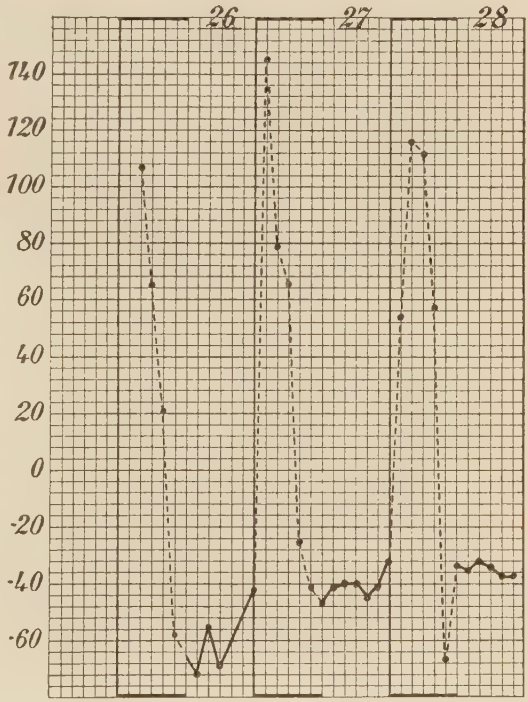
Als Resultat dieser Versuche ergibt sich, daß die Öffnungs- und Schließzeiten beliebig verschoben werden können, wobei keinerlei Nachwirkung der Tagesperioden, die früher auf die Pflanze eingewirkt haben, merkbar auftritt. Die Blume paßt sich den augenblicklichen Beleuchtungsverhältnissen leicht an.

Es mußte weiter untersucht werden, ob die Blumen sich nicht nur in bezug auf den Zeitpunkt der Bewegungen, sondern auch in ihrem Tempo dem Beleuchtungswechsel anpassen. Zu diesem Zweck wurden Pflanzen einem 9 : 9 = (Kurve 7), oder 8 : 8 = (Kurve 8 und 9) und 6 : 6 = (Kurve 10) stündigen Beleuchtungswechsel ausgesetzt. Einige Versuche wurden mit Bogen-, andere mit Tantallicht gemacht. In den Resultaten ergab sich dadurch kein Unterschied (vergl. Kurve 8 und 9). Es blieb auch für den Erfolg gleichgültig, ob schon längere Zeit vor der Blüte oder erst mit Beginn des Aufblühens die verkürzten Licht- und Dunkelperioden einsetzten.

Die Versuche ergaben, daß auch das Tempo der Bewegungen von der Dauer der Licht- und Dunkelperioden abhängig ist. Die Zeitpunkte der maximalen Öffnung liegen mit nur wenig Ausnahmen beim 9 stündigen Rhythmus (Kurve 7) 18 Stunden, beim 8 stündigen (Kurve 8 und 9) 16 Stunden und beim 6 stündigen (Kurve 10) 12 Stunden auseinander. Auch bei diesem letzten Versuch wird in den meisten Fällen noch eine vollständige Öffnung der Blume erzielt. Die Bewegungen an sich nehmen, mag der Rhythmus 9-, 8- oder 6-stündig sein, stets annähernd die gleiche

Zeit in Anspruch. Verkürzt aber wird bei beschleunigterem Beleuchtungswechsel die Zeit, in welcher die Blume ganz geschlossen ist. Je länger die einzelnen Perioden sind, um so weiter findet die Schließbewegung noch während der Belichtung statt, und um so länger bleibt die Blume in der Dunkelperiode geschlossen. Bei dem 9 : 9 stündigen Rhythmus liegen 5—8 Stunden zwischen dem Ende der Schließbewegung und dem Beginn der nächsten Öffnung, bei dem 8 : 8 stündigen Rhythmus 4—6 Stunden und bei dem 6 : 6 stündigen 0—2 Stunden. Mit dem neu einsetzenden Licht beginnt dann ungefähr in allen Fällen wieder die Öffnungsbewegung. Genau ist das Ende und der Beginn der Bewegungen bei der angewandten Methode natürlich nicht festzustellen.

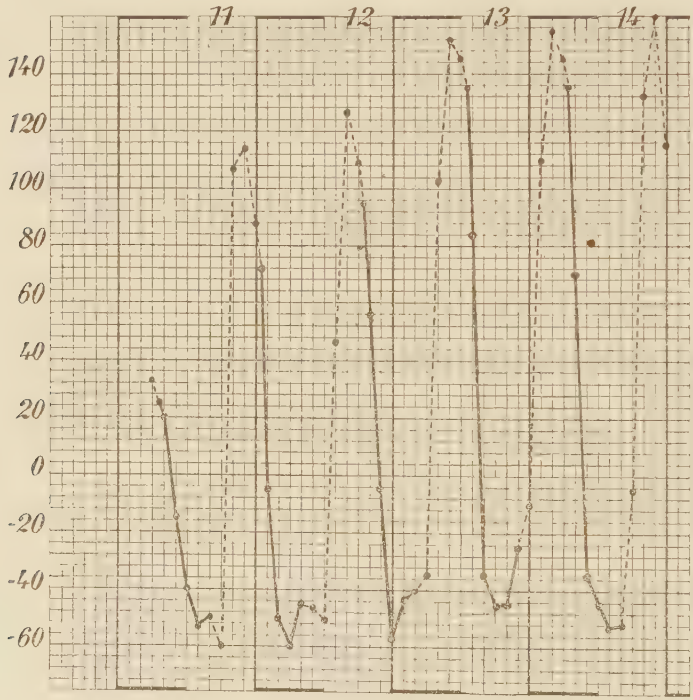
Wird der Beleuchtungswechsel noch mehr beschleunigt, so erhält man Resultate, die von den bisherigen wesentlich abweichen. Die Kurve 11 und 12 sind nach den Versuchen im 4 stündigen Beleuchtungswechsel gezeichnet und zwar No. 11 bei Tantal-, No. 12 bei Bogenlicht. Die Reaktionen treten nach diesem Beleuchtungswechsel etwas langsamer und nicht so kräftig ein wie nach dem 6 stündigen Wechsel; meistens ist eine Reaktion erst bei der 2. Ablesung (nach 4 Stunden) wahrnehmbar. Mitunter unterbleibt sie auch vollständig, wie z. B. bei No. 11 am 15. April morgens 2 Uhr nach Belichtung und am 18. morgens 6 Uhr nach Verdunkelung. Trotzdem muß man nach den bisher angeführten Versuchen annehmen, daß der Übergang von dunkel zu hell ein Öffnungsreiz, Verdunkelung ein Reiz zum Schließen für die Blume ist.



No. 6. Calendula arvensis. Pflanze am 20. Oktober abends ins Versuchshaus gebracht. Von da ab von abends 8 Uhr bis morgens 8 Uhr mit der Bogenlampe beleuchtet, von morgens 8 Uhr bis abends 8 Uhr dunkel gehalten. Der Versuch wurde am 28. Oktober abends 6 Uhr abgebrochen, die Pflanze blieb danach im Dunkeln und öffnete sich bis 10 Uhr abends auf 83°. (Siehe S. 387.)

Die Resultate dieser Versuche unterscheiden sich von den früheren dadurch, daß neben dem induzierten Rhythmus deutlich ein andrer wahrnehmbar ist, bei dem

zwischen 2 Kulminationspunkten etwas mehr als 24 Stunden liegen, in Kurve 11 z. B. 32, 26, 30 Stunden. Durch diese Bewegungen werden augenscheinlich die Reaktionen nach Lichtwechsel jeweils dann verstärkt, wenn z. B. Belichtung mit der ansteigenden Kurve zusammenfällt oder Verdunkelung mit der fallenden; in den umgekehrten Fällen aber werden sie geschwächt. — Ob die Verschiedenheiten, die die beiden Kurven im übrigen erkennen lassen, auf individuelle Schwankungen oder auf den Einfluß der andern Lichtart und Lichtintensität zurückzuführen ist, wurde nicht näher untersucht. Ein großer Unterschied ist in den durch die beiden Lichtarten ausgelösten Reaktionen jedenfalls nicht zu konstatieren.

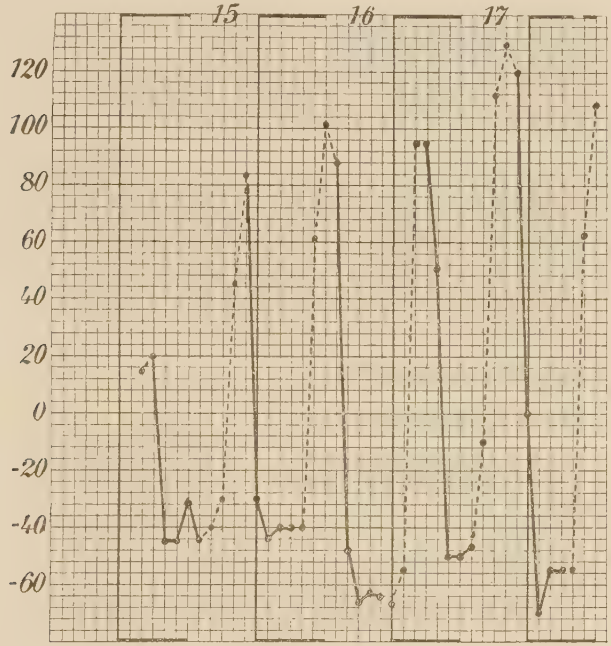


No. 7. Calendula arvensis. Seit dem 10. Juni morgens 9 Uhr in 9 : 9 stündigem Beleuchtungswechsel. Am 14. Juni abends Blume im Verblühen. Temperatur während des Versuches zwischen 16,4° und 19,5°. (Siehe S. 388.)

Weit deutlicher trat die von den Beleuchtungsverhältnissen unabhängige Kurve auf, wenn die Pflanzen nur abwechselnd je 2 Stunden hell und dunkel blieben, wie bei Kurve 13. Hier ist auch noch eine Bewegung im ungefähr 12 stündigen Rhythmus erkennbar. Der Mangel an Zacken in der Kurve läßt darauf schließen, daß eine Reaktion nach dem Lichtwechsel überhaupt nicht mehr eintritt. Die Blume öffnet sich trotz der Verdunkelung und schließt sich trotz der Belichtung ähnlich wie

bei tagesrhythmischer Beleuchtung. Die Bewegung unterscheidet sich von der unter normalen Bedingungen ausgeführten (Kurve 1) nur dadurch, daß die Zeit, in der die Blume ganz geschlossen ist, sehr verkürzt wird. Die Öffnungs- und Schließbewegungen werden dagegen langsamer ausgeführt. Kurve 13 entspricht im allgemeinen mehr den Dunkelkurven (No. 3 und 4).

Die 3 letzterwähnten Versuche zeigen, daß die Blumen nur eine beschränkte Anpassungsfähigkeit an die Geschwindigkeit des Beleuchtungswechsels haben. Es ergibt sich nun die Frage, wie sich eine Blume verhält bei einem Wechsel, der langsamer ist, als der normale.

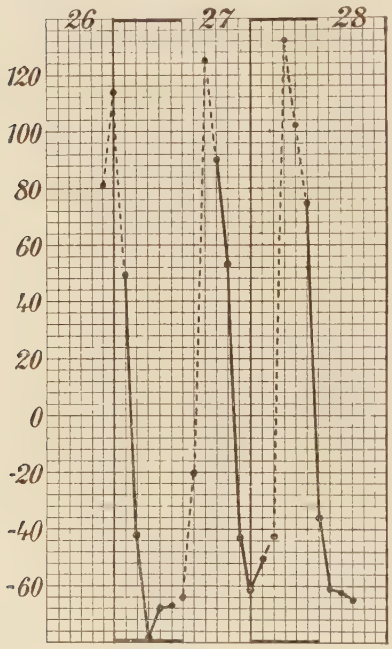


No. 8. Calendula arvensis. Januar ausgesät. Im Gewächshaus bis zum 12. April 6 Uhr abends. Dann 8 : 8 stündiger Beleuchtungswechsel. Bogenlampe. Am 18. April Versuch abgebrochen. Temperatur zwischen 15° und 19,5°. (Siehe S. 388.)

Es wurden daher Versuche, sowohl mit Tantal- als mit Bogenlicht gemacht, bei denen die Pflanzen abwechselnd 18 Stunden belichtet und 18 Stunden verdunkelt wurden. Da die Resultate im wesentlichen übereinstimmten, ist hier nur eine Kurve (14) wiedergegeben. Dieser Versuch wurde mit Tantallicht gemacht.

Resultat: Die Blume paßt sich diesem langsamen Lichtwechsel in ihren Bewegungen an. Sie brauchte zu einer dreimaligen Öffnungs- und Schließbewegung im ganzen 102 Stunden. Der Vorgang des Öffnens und Schließens nimmt nur wenig

mehr Zeit in Anspruch als bei dem 12 stündigen Rhythmus. Aber an den Umkehrpunkten, d. h. wenn die Blume ganz offen oder ganz geschlossen ist, tritt ein Stillstand oder eine starke Verzögerung der Bewegung ein. Auffallend ist, daß die Öffnungsbewegung stets im Dunkeln, der Schluß hauptsächlich während der Lichtperiode stattfindet. Hatte die Blume auch schon im Dunkeln die Schließbewegung begonnen, so führt das einsetzende Licht nur zu einer unbedeutenden Öffnungsbewegung oder verzögert nur den Schluß.



No. 9. Calendula arvensis. Vom 17. bis 25. Oktober dauernde Beleuchtung mit der Bogenlampe. Dann 8 : 8 stündiger Beleuchtungswechsel mit Tantallicht. Temperatur zwischen 14° und 18°. Am 28. Oktober Versuch abgebrochen. (Siehe S. 388.)

Vergleicht man diese Kurve mit den Dunkelkurven, so zeigt sich, daß das Licht einen sehr nachhaltigen Einfluß auf die Blumen haben muß. Beim 18 stündigen Lichtwechsel öffnet sich Calendula meist erst 8 Stunden nach Beginn der Dunkelheit, nachdem sich die Blume schon einige Zeit vorher im Licht geschlossen hatte. In dauernder Dunkelheit (Kurve 3 und 4) dagegen öffnet sie sich sehr bald nach Beendigung der Schließbewegung. Da lang anhaltende Belichtung den Schluß der Blume begünstigt, wie die Versuche im Dauerlicht (Kurve 5) zeigten, so liegt es nahe, in der längeren Schließzeit bei einem 18 : 18 stündigen Lichtwechsel eine Wirkung des Lichtes während der 18 stündigen Einwirkungsdauer zu sehen.

Wie verhält sich nun Calendula, wenn Licht- und Dunkelperioden nicht gleich lang sind? Bei 2 Versuchen wurden die Pflanzen abwechselnd 8 Stunden belichtet und 18 verdunkelt. Die Ergebnisse sind im Protokoll 3 zu finden. Die Blumen begannen schon während der Dunkelheit ihre Öffnungsbewegung. Das Licht setzte ein, als ein Öffnungswinkel von 70—90° erreicht war. Die Bewegung wurde 2—4 Stunden in derselben Richtung fortgesetzt. Hierauf erfolgte sogleich die Schließbewegung, die mit dem Beginn der Dunkelperiode ungefähr beendet war. Dann blieb die Blume 12—15 Stunden geschlossen. Am Ende der Dunkelperiode fing die Blume an, sich wieder zu öffnen, was in der nächsten Lichtperiode wiederum fortgesetzt wurde.

Protokoll 3.

Calendula arvensis. 2 Pflanzen im Freien erzogen. Am 1. Oktober morgens 6 Uhr ins Versuchshaus genommen und dunkel gestellt bis 12 Uhr mittags. Dann immer abwechselnd 8 Stunden hell und 18 Stunden dunkel.

Datum	Zeit	Temperatur	Beleuchtung	a	b	Datum	Zeit	Temperatur	Beleuchtung	a	b
1. Okt.	12		hell				6	20,5	hell	74	64
	2			30			8	22,3		117	127
	4	21		90			10	21,4		112	117
	6	21,5		102			12	19,6		86	74
	8	21	dunkel	— 55		5. Okt.	2		dunkel	— 30	— 72
	10	19,6		— 64			4	19		— 56	— 55
	12	19,2		— 64			6	18,9		— 60	— 60
2.	2	19		— 66			8	19		— 57	— 60
	4	19		— 72			10	19,2		— 58	— 61
	6	18,2		— 72			12	19,8		— 55	— 62
	8	18		— 72			2	20,3		— 52	— 61
	10	18		— 30			4	21,2		— 52	— 44
	12	19		+ 60			6	20,4		— 41	+ 53
	2	18,8	hell	90			8		hell	verbl.	64
	4	21,2		168			10	20,8			104
	6	20,8		143			12	20,5			109
	8	21		73		6.	2	20			92
	10	21	dunkel	— 55			4	20	dunkel		— 90
	12	18,8		— 55			6	19			— 84
3.	2	19,3		— 57			10	19			— 77
	4	18,8		— 55			12	18,7			— 75
	6	18,5		— 60			2	19,8			— 73
	8	17,8		— 55			4	19,8			— 73
	10	18,5		— 53			6	19,7			— 73
	12	19,2		— 47			8	19,5			— 64
	2	19,2		+ 28			10	18,5	hell		— 5
	4	19,5	hell	92			12	18,5			+ 81
	6	21,2		111		7.	2	20,4			111
	8	21,8		120	63		4	20			87
	10	21,3		92	76		6	19,2	dunkel		— 72
	12	20,8	dunkel	— 41	— 34		8	18			— 43
4.	2	19,8		— 47	— 66		10	18,5			— 37
	4	19		— 47	— 58		12	19			— 31
	6	18,7		— 47	— 74		2	19,5			— 29
	8	18,3		— 45	— 74		4	20,1			— 26
	10	19,2		— 43	— 77		6	20			— 26
	12	19,8		— 42	— 75		8	20			— 27
	2	20		— 32	— 51		10	19,5			— 24
	4	20,5		+ 30	+ 25		12				verbl.

In den nun folgenden Versuchen (Protokoll 4) wurden die Pflanzen umgekehrt 18 Stunden belichtet und 8 Stunden verdunkelt. Die Resultate weichen von den vorigen nur in der Hinsicht ab, daß die Blumen sich mit dem Beginn der Lichtperiode öffnen, im Hellen wieder schließen und schon 4—6 Stunden geschlossen sind, ehe die Dunkelperiode beginnt. Diese Zeit hindurch bleiben sie geschlossen und öffnen sich erst, wenn das Licht wieder einsetzt.

Protokoll 4.

Calendula arvensis. 2 Pflanzen im Freien erzogen. Am 1. Oktober morgens 6 Uhr ins Versuchshaus genommen und dunkel gestellt bis 12 Uhr mittags. Dann immer abwechselnd 18 Stunden hell und 8 Stunden dunkel. Am 6. morgens beide Blumen verblüht.

Datum	Zeit	Temperatur	Beleuchtung	a	b	Datum	Zeit	Temperatur	Beleuchtung	a	b
2. Okt.	12		hell				12	19,8		— 25	— 57
	8	21		+ 70°			2	20		— 5	— 55
	10	21		— 5			4	20,5	hell	— 15	— 47
	12	20,4		— 33			6	22		0	— 46
3.	2	21		— 40			8	22,3		112	92
	4	19,8		— 44			10	21,4		113	91
	6	20,5	dunkel	— 50			12	19,6		98	70
	8	17,8		— 52		5. Okt.	2			58	0
	10	18,5		— 54			4	19		— 55	— 34
	12	19,2		— 54			6	19		— 67	— 58
	2	19,2	hell	— 55			8	20,1		— 71	— 62
	4	22		— 42			10	20,5	dunkel	— 65	— 57
	6	21,2		+ 93	+ 43		12	19,8		— 63	— 55
	8	21,8		95	104		2	20,3		— 60	— 58
	10	21,3		97	113		4	21,2		— 60	— 58
	12	20,8		53	— 55		6	20,8	hell	— 63	— 60
4.	2	20,8		— 15	— 84		8	22		— 46	— 55
	4	20,3		— 25	— 81		10	20,8		+ 134	+ 70
	6	20,5		— 15	— 84		12	20,5		130	87
	8	19,8	dunkel	— 15	— 60	6.	2	20		110	88
	10	19,2		— 25	— 59		4	20		20	45

Die Öffnungsbewegung kann also in der Licht- (Kurve 7—10) und auch in der Dunkelperiode (Kurve 3, 4, 15, Protokoll 3) vor sich gehen. Die Schließbewegung ist, wie wir gesehen haben, auch nicht unbedingt an die Abwesenheit des Lichtes gebunden. In dauernder Dunkelheit öffnet und schließt sich die Blume wiederholt ohne direkte, äußere Anstöße. Es folgt daraus, daß Bewegungen von den Blumen ausgeführt werden, die nicht die direkte Folge von dem Wechsel von Licht und Dunkelheit sein können.

Durch die folgenden Versuche wollte ich entscheiden, ob diese Bewegungen nur als Nachwirkungen früherer Tagesperioden aufzufassen sind. In diesem Fall wäre anzunehmen, daß die Schwingungen auch in einem andern Tempo auftreten würden, wenn sich die Blumen in den ersten Tagen der Blüte auf einen andern als den normalen Rhythmus eingestellt hatten. Die folgenden Versuche zeigen, daß dies nicht der Fall war.

Wurden die Blumen, nachdem sie in einem 12 : 12 stündigen Beleuchtungswechsel aufgeblüht waren, ins Dauerlicht gebracht (Kurve 15), so machten sie nach der letzten Verdunkelung noch eine normale Öffnungs- und Schließbewegung. Dann blieben sie einige Stunden geschlossen. Allmählich begann hierauf eine sehr langsame Öffnungsbewegung, die im Laufe von einigen Tagen etwa zur Parallelstellung der Blättchen führte. Ein vollständiges Öffnen der Blume wurde bei keinem dieser Versuche erreicht. Eine ausgesprochene Schließbewegung fand abgesehen vom ersten Tage während

der letzten Lichtperiode nicht mehr statt. Auch beim Verblühen rollten sich die Blättchen nicht der Länge nach zusammen, wie es unter normalen Bedingungen der Fall ist, sondern die aus der Kurve ersichtliche Schließbewegung am letzten Tage beruht auf einem Erschlaffen der Blättchen (vergl. Kurve 5). Es wurde nicht näher untersucht, worauf diese Erscheinung zurückzuführen ist. In diesen Versuchen ließen sich niemals Nachschwingungen der früheren Bewegungen erkennen. Sie geben zugleich einen weiteren Beweis dafür, daß lange Belichtung hemmend auf die Öffnungsbewegung wirkt.

Wesentlich anders gestaltete sich die Kurve, wenn die Pflanze nach vorausgegangener, normaler Tagesbeleuchtung dauernd im Dunkeln blieb (Protokoll 5).

Protokoll 5.

Calendula arvensis. Im Freien erzogen. Am 17. Oktober ins Versuchshaus genommen. Von da ab von abends 8 Uhr bis morgens 8 Uhr dunkel, dann 12 Stunden hell. So abwechselnd bis zum 23. Oktober abends 8 Uhr, dann dauernd dunkel.

Datum	Zeit	Temperatur	Beleuchtung	a	b	Datum	Zeit	Temperatur	Beleuchtung	a	b
22.	2	16		40	51		12	15,8		0	0
Okt.	4	16,1		30	28		2	15,5		18	— 5
	6	16,2		— 53	— 50		4	15,2		30	20
	8	15,8	dunkel	— 55	— 50		6	15		40	30
	10	15,4		— 50	— 55		8	15		40	40
	12	14,5		— 55	— 55		10	16		70	65
23.	2	14,4		— 50	— 60		12	17		95	70
	4	14,4		— 60	— 60	26.	2	16		76	78
	6	14,1		— 50	— 70	Okt.	4	15		70	75
	8	15,3	hell	— 43	— 73		6	15,5		54	54
	10	17		65	68		8	15		40	45
	12	16		111	123		10	14		20	24
	2	17		93	125		12	14,5		10	20
	4	16,5		68	77		2	14		12	14
	6	17,5		— 60	— 50		4	14		15	25
	8	17,4	dunkel	— 60	— 50		6	14,5		23	23
	10	17		— 50	— 50		8	15,2		45	47
	12	16,2		— 47	— 52		10	15		56	75
24.	2	15,2		— 40	— 50		12	15		68	80
	4	14,7		— 53	— 50	27.	2	15		70	84
	6	18		— 53	— 50		4	14,5		60	72
	8	18		— 40	— 14		6	16		55	70
	10	17,5		+ 30	+ 23		8	14		55	60
	12	16,8		40	50		10	13,8		30	36
	2	16		64	51		12	17		32	26
	4	15,8		56	56		2	17,8		30	26
	6	16		57	52		4	17,2		38	21
	8	15,8		47	51		6	15,8		27	20
	10	14,5		35	44		8	15,8		47	15
	12	15		30	40		10	14,5		50	15
25.	2	15		40	39		12	15,5		70	
	4	16		40	40	28.	2	16		95	
	6	15		23	19		4	15,5		110	
	8	16,8		5	7		6	15		103	
	10	16,2		0	3		8	14,5		65	

Die Öffnungs- und Schließbewegung wurde bis zum Verblühen annähernd im 12 : 12-stündigen Rhythmus fortgesetzt. Die Bewegungen wurden nur gegenüber den bei Beleuchtungswechsel ausgeführten weniger ausgiebig. Die Kurve entsprach mehr denjenigen, bei denen die Blumen auch schon im Dunkeln aufgeblüht waren (Kurve 3 u. 4).

Wurden nun dieselben Versuche wiederholt mit Pflanzen, die nicht im 12 stündigen, sondern in einem 6 stündigen Beleuchtungswechsel aufgeblüht waren, so fand in dem darauffolgenden Dauerlicht entsprechend dem obigen Versuch (Kurve 15) nur sehr allmählich eine unvollkommene Öffnungsbewegung statt (Protokoll 6). Von Nach-

Protokoll 6.

Calendula arvensis. Anfang Januar ausgesät, im Gewächshaus erzogen und geblieben bis zum Beginn des Versuches. Am 12. April ins Versuchshaus gebracht, von da ab abwechselnd 6 Stunden hell, 6 dunkel bis zum 18. April 6 Uhr abends. Dann dauernd hell bis zum Verblühen.

Datum	Zeit	Temperatur	Beleuchtung	a	b	Datum	Zeit	Temperatur	Beleuchtung	a	b
16.	12	18	dunkel	0			8	20		— 20	0
April	2	17		30			10	18,5		+ 20	110
	4	17,5		— 30			12	20		125	125
	6	17	hell	— 30		19.	3	17,5		65	45
	8	18,5		— 28		April	6	17,2		20	— 10
	10	16,5		— 30			8	17		10	— 5
	12	17,5	dunkel	— 23			10	18,3		0	0
17.	2	16,3		— 25			12	17,8		+ 5	0
	4	16,5		— 35			2	18,2		5	0
	6	16,8	hell	— 35			4	18,2		0	0
	8	17,5		— 35			6	18,5		0	0
	10	18		+ 60			8	18,5		0	0
	12	18	dunkel	106	95		10	17,2		— 10	— 10
	2	18,2		92	64	20.	$2^1/_2$	18		— 10	+ 25
	4	18,5		0	10		6	18		0	45
	6	19	hell	— 35	0		8	17,5		0	52
	8	19,5		— 40	5		10	17		5	57
	10	19,5		0	86		12	16,8		10	55
	12	19,5	dunkel	62	122		2	16,7		15	53
18.	2	17,5		90	50		4	17		5	59
	4	19		20	13		6	17,2			60
	6	17,5	hell	— 10	+ 5		8	17,8			75
	8	19,5		0	5		10	17,5			75
	10	20		102	98		12	17,8			62
	12	19,5	dunkel	122	145		2	17,5			48
	2			92	85		4	16			35
	4	18		50	25		6				25
	6	18	hell	0	13						

schwingungen war, wie sich erwarten ließ, auch hier keine Rede. Blieben dagegen die Pflanzen in dauernder Dunkelheit nach vorangegangenem 6 stündigen Rhythmus, so wurden die Bewegungen fortgesetzt, aber mit der halben Geschwindigkeit (Kurve 16). Die Bewegungen in dauernder Dunkelheit nach Beleuchtungswechsel sind in ihrem Tempo also unabhängig von den im Lichtwechsel ausgeführten Bewegungen. Sie wurden in allen beobachteten Fällen so ausgeführt, wie bei Blumen, die sich auch

im Dunkeln zum erstenmal geöffnet hatten. Es ist also wahrscheinlich, daß sie in allen Fällen auf die gleiche Ursache zurückzuführen sind. Sollte daher die Annahme von Nachschwingungen noch aufrecht erhalten werden, so könnte höchstens bei den Versuchen in dauernder Dunkelheit (Kurve 3 u. 4) eine Übertragung des Bewegungsrhythmus von den Blättern, resp. von der ganzen Pflanze auf die jungen Anlagen der Blüte angenommen werden. Diese Annahme ist sehr unwahrscheinlich auf Grund einiger Versuche, bei denen entweder die Blätter rhythmisch verdunkelt wurden, während die Blume dauernd hell blieb (Protokoll 7), oder die Blume rhythmisch verdunkelt wurde, während die Blätter dauernd hell blieben (Protokoll 8). Es kam in

Protokoll 7.

Calendula arvensis. Pflanzen im Freien erzogen. Vom 23. August an im Versuchshaus unter der Bogenlampe. Die Knospen blieben dauernd hell, die Blätter wurden abwechselnd 8 Stunden belichtet und 8 Stunden verdunkelt.

Datum	Zeit	Temperatur	Belichtung d. Blätter	a	b	Datum	Zeit	Temperatur	Belichtung d. Blätter	a	b
26.	6	20	dunkel	25	40		6	20	hell	96	69
Aug.	11	20,4		30	42		8	20,5		82	93
	2	20,3	hell	30	45		10	21,5		77	86
	4	20		28	56		12	21,5		75	76
	6	19,8		44			2	21,8	dunkel	69	76
	8	21		36	66		4	20,9		67	75
	10	20,8	dunkel	72	63		6	21,8		56	62
27.	2	20,8		85	61		8	22,5		30	20
	4	19,5		88	68		10	21,5	hell	— 3	— 40

Blumen verblüht.

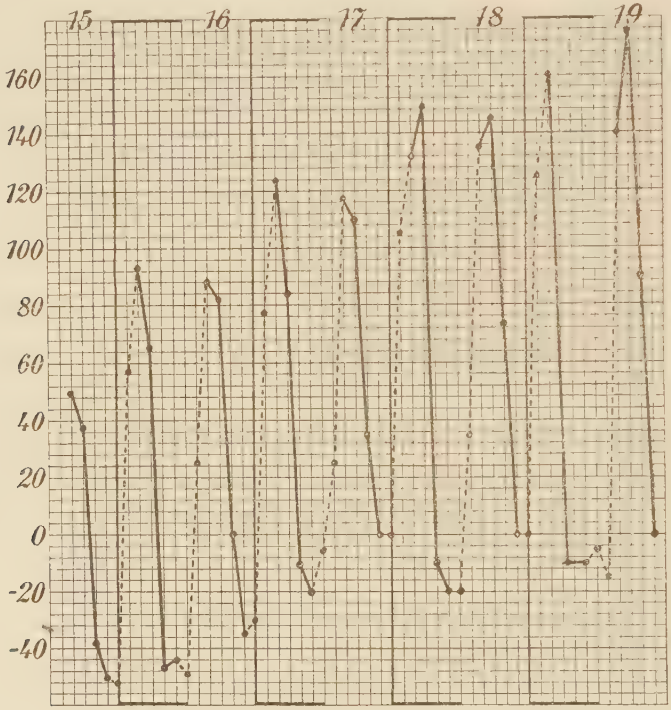
Protokoll 8.

Calendula arvensis. Pflanzen im Freien erzogen. Vom 23. August an im Versuchshaus unter der Bogenlampe dauernd hell bis zum Beginn der Blüte. Dann nur die Blume abwechselnd 8 Stunden hell, 8 dunkel, der übrige Teil der Pflanze dauernd hell.

Datum	Zeit	Temperatur	Belichtung d. Blume	a		Datum	Zeit	Temperatur	Belichtung d. Blume	a
28.	6	22,3	dunkel	35			4	21,3		20
Aug.	8	22,6		0			6	20,3	hell	20
	2	22,1	hell	20			8	20,8		25
	4	22		136			10	20,4		25
	5	22		121			12	20,9		32
	8	22		117			2	21	dunkel	51
	10	22	dunkel	116						54
29.	1	21,5		34						45
										verbl.

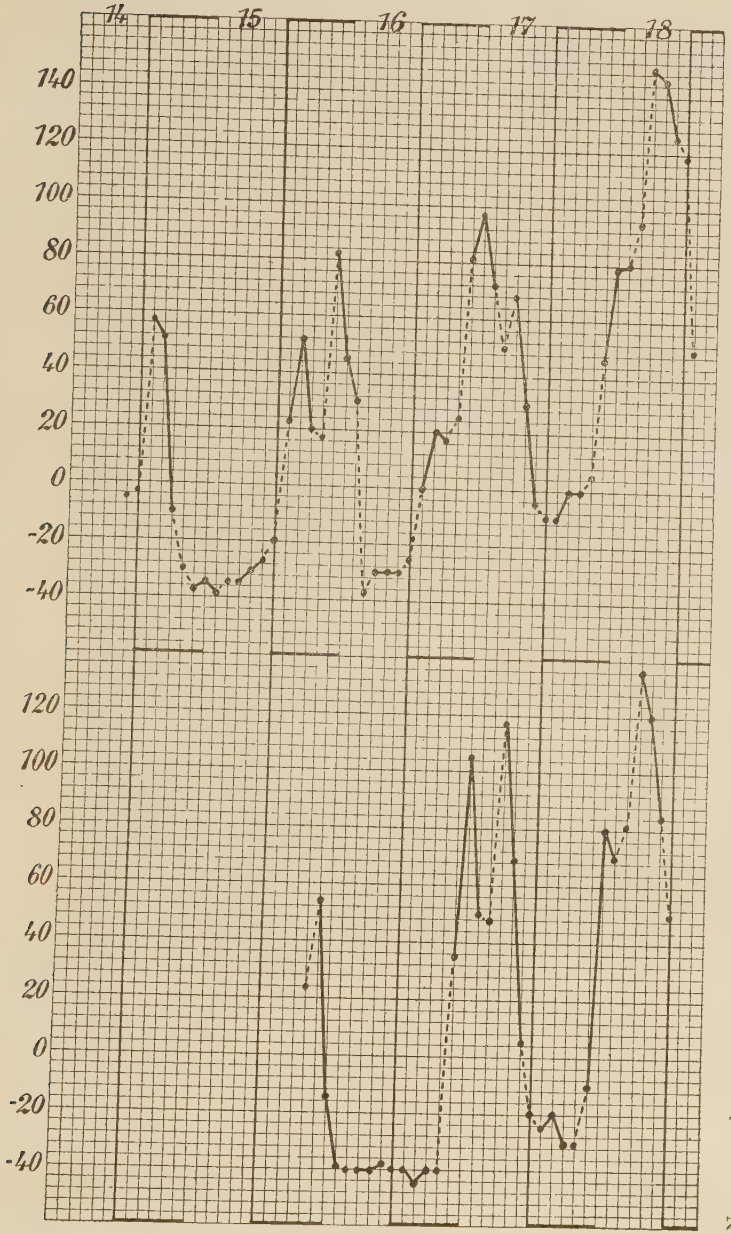
beiden Fällen nur der direkt auf die Blüte wirkende Einfluß zum Ausdruck. Von einer Übertragung des auf die Blätter wirkenden Reizes auf die Blüte war in keinem Fall etwas zu merken. — Dies stimmt mit Erfahrungen von Jost an den Blättern von Mimosa pudica überein. An ein und derselben Pflanze wurden die Bewegungen von solchen Blättern beobachtet, die in der Dunkelheit zur Entwicklung gekommen

waren, und derjenigen, die sich am Tageslicht befanden. Beide führten ihre Bewegungen unabhängig voneinander aus. — Es liegt auch kein Grund vor, die Bewegungen der Blumen von Calendula im dunkeln Raum nur als Nachschwingungen einer Bewegung anzusehen, die der Pflanze früher auf irgend eine andere Art induziert worden war; denn in keinem Fall tritt der Charakter der Nachschwingungen (allmähliches Ausklingen) zu Tage. Die folgenden Resultate, die aus einer größeren Versuchsreihe gewonnen sind, sprechen ebenfalls gegen die Deutung dieser etwa tagesperiodischen Bewegungen als Nachwirkungen. Die zu diesen Versuchen verwendeten Pflanzen wurden so gehalten, daß sie von der Keimung an niemals einen normalen Tageswechsel



No. 10. Calendula arvensis. Anfang Januar ausgesät. Im Gewächshaus geblieben bis zum 12. April 1909 6 Uhr abends. Von da ab 6 : 6 stündiger Beleuchtungswechsel mit Hilfe der Bogenlampe. Beim ersten Öffnen Beginn der Messungen. Temperatur während des Versuches zwischen 16° und 20°. Am 19. April Versuch abgebrochen. (Siehe S. 388.)

hatten. Sie blieben je nach dem zur Verfügung stehenden Licht oft tagelang dauernd unter der Lampe, dann längere Zeit ganz dunkel, dann wieder täglich nur eine oder einige Stunden hell mit Unterbrechung von Dunkelperioden. Es wurde versucht, den Beleuchtungswechsel so unregelmäßig wie möglich zu machen. Der Same war Anfang Juni ausgesät, im Laufe des August kamen die Pflanzen zur Blüte, obgleich sie klein



No. 11 und 12. Calendula arvensis. Anfang Januar ausgesät. Im Gewächshaus bis zum 12. April 6 Uhr abends. Dann 4:4 stündiger Beleuchtungswechsel. Am 18. April abends mußten die Messungen eingestellt werden, da sich die Zungen der Scheibenblüten bei den 4 Versuchspflanzen einrollten. Als die Pflanzen hierauf mehrere Stunden im Dunkeln gestanden hatten, erholten sich die Zungenblüten wieder und die Scheibenblüten öffneten sich ebenfalls. (Siehe S. 386.)

No. 11. Tantallampe. Temperatur während des Versuches zwischen 15° und 20°.
No. 12. Bogenlampe. Temperatur während des Versuches zwischen 15,8° und 20°.

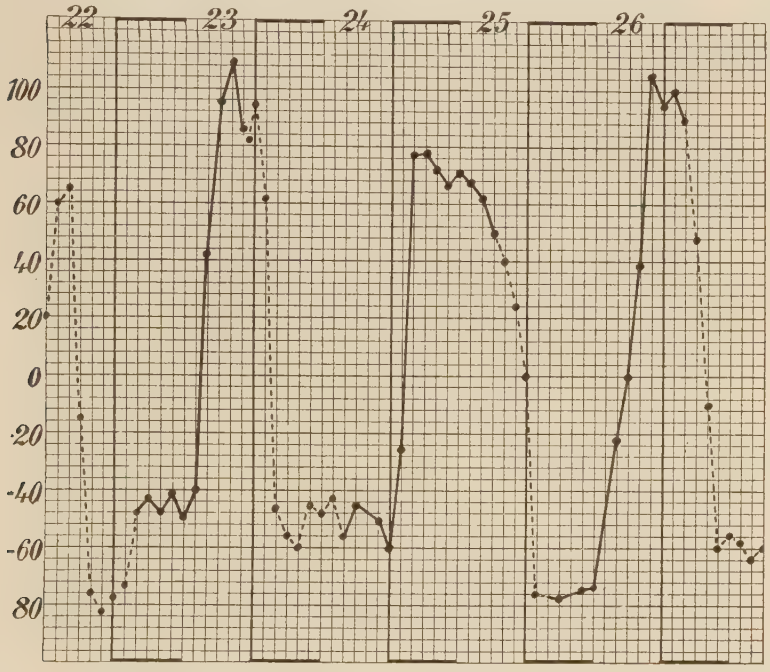
und schwächlich geblieben waren. Dementsprechend waren auch die Blütenköpfchen nur wenigblütig und die Bewegungen erlangten infolgedessen nicht das Ausmaß normal erzogener Blumen. Für Versuche in dauernder Dunkelheit wären die Pflanzen zu schwach, in dauerndem Licht und in 2 : 2 und 4 : 4 stündigem Rhythmus wurden aber dieselben Resultate erzielt wie bei normalen Pflanzen. Beispiele sind in Kurve 17 und 18 wiedergegeben. Nr. 17 war vor dem Aufblühen mehrere Tage im Dauerlicht gewesen und dann erst einem 2 stündigen Beleuchtungswechsel ausgesetzt; Nr. 18 wurde bis zum Aufblühen am 26. VIII. ganz unregelmäßig beleuchtet und dann bei einem 4 stündigen Lichtwechsel beobachtet. In beiden Fällen kommt der 12 stündige

No. 13. Calendula arvensis. Anfang Januar ausgesät. Im Gewächshaus bis zum 12. April 4 Uhr nachmittags. Dann 2 : 2 stündiger Beleuchtungswechsel. Tantallampe. Am 18. April Versuch abgebrochen, da die Blättchen sich ungleichmäßig bewegen. Temperatur zwischen 14° und 20,5°. (Siehe S. 390.)

Rhythmus gerade so heraus, wie bei normal erzogenen Pflanzen in dem gleichen Beleuchtungswechsel (vergl. Kurve 11, 12, 13). Mit Rücksicht auf diese Resultate kann ich die Bewegungen von Calendula in dauernder Dunkelheit nur als eine autonome Bewegungstätigkeit im Sinne der unten wiedergegebenen Definition (Abschn. IV, 1. S. 429) ansehen, und ihre Existenz muß daher bei der Beurteilung der Bewegungen bei Beleuchtungswechsel in Betracht gezogen werden.

Ich machte noch zahlreiche Versuche unter den verschiedenartigsten Bedingungen, um die durch das Licht resp. durch die Dunkelheit induzierten Reaktionen kennen zu lernen mit Berücksichtigung der autonomen Tätigkeit der Blumen.

Aus den Versuchen Kurven 1, 2, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12 geht hervor, daß Belichtung unter den jeweiligen Umständen zu einer Öffnungsbewegung, Verdunkelung zu einer Schließbewegung führt. Andererseits ergaben die Versuche in dauerndem Licht, daß lang anhaltende Belichtung die Öffnungsbewegung hemmt (Kurve 5 u. 15). Das Licht hat demnach einen doppelten Einfluß auf die Bewegungen. Die eine



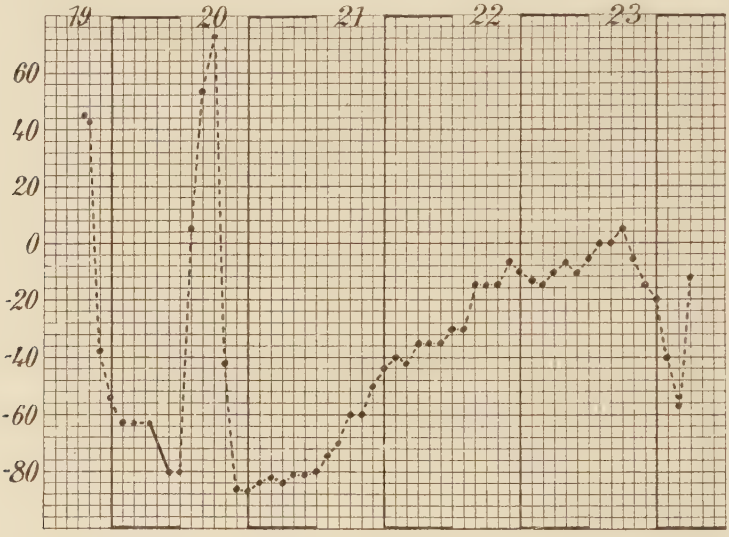
No. 14. Calendula arvensis. Im Freien bis zum 17. Oktober. Dann 18 : 18 stündiger Beleuchtungswechsel. Am 27. Oktober Blume verblüht. Temperatur zwischen 14° und 19°.
(Siehe S. 391.)

Reaktion ist gerade entgegengesetzt der andern. Zeitlich sind diese beiden Reaktionen getrennt. Die eine (Öffnung) tritt bald nach einer Belichtung ein, ich bezeichne sie als Übergangsreaktion, die andere, die schließende Wirkung des Lichtes zeigt sich erst bei längerer Einwirkung dieses Faktors und soll daher der Kürze halber Folgereaktion genannt werden. Über den Verlauf der Reizketten, die zu diesen beiden Reaktionen führen, geben die bisherigen Versuche wenig Anhaltspunkte. Später will ich noch einmal hierauf zurückkommen.

Zunächst sollen die Übergangsreaktionen näher untersucht werden, im besonderen die Bedingungen, unter denen sie eintreten.

Nach den früheren Versuchen von Pfeffer, Oltmanns und Jost ist anzunehmen, daß die Vorbehandlung der Pflanze für das Zustandekommen dieser Reaktionen wesentlich ist. Es mußten also Versuche gemacht werden, bei denen die dem Lichtwechsel vorangehenden Beleuchtungsperioden von ganz verschiedener Zeitdauer waren. Es wird aus diesen Versuchen hervorgehen, daß nicht unter allen Umständen die Reaktionen nach gleichem Lichtwechsel gleichartig ausfallen.

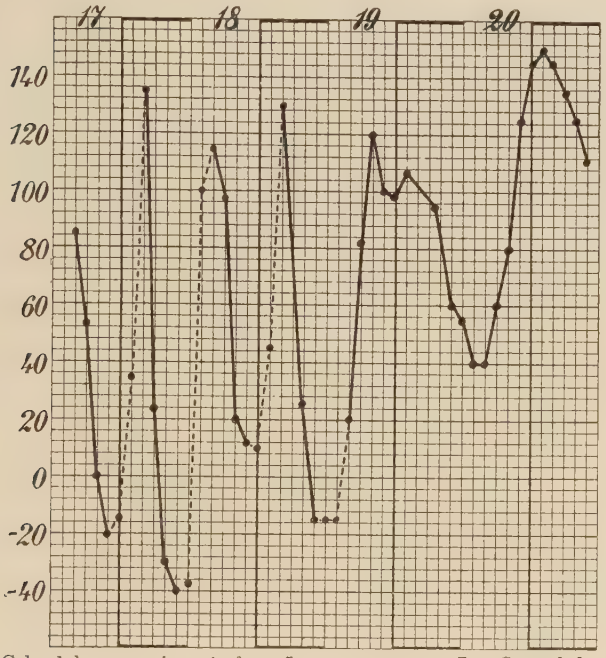
Bei den Versuchen im 4 : 4 und 6 : 6 stündigen Rhythmus, wo eine Reaktion nach Beleuchtungswechsel deutlich erkennbar ist, geht jedem Übergangsreiz ein Dauerreiz von nur 4 resp. 6 Stunden voran. Bei Verdunkelung hatte das Licht vorher also nur eine relativ kurze Einwirkungsdauer gehabt, ebenso war bei Belichtung die vorangegangene Dunkelperiode nur kurz. In den folgenden Versuchen waren die



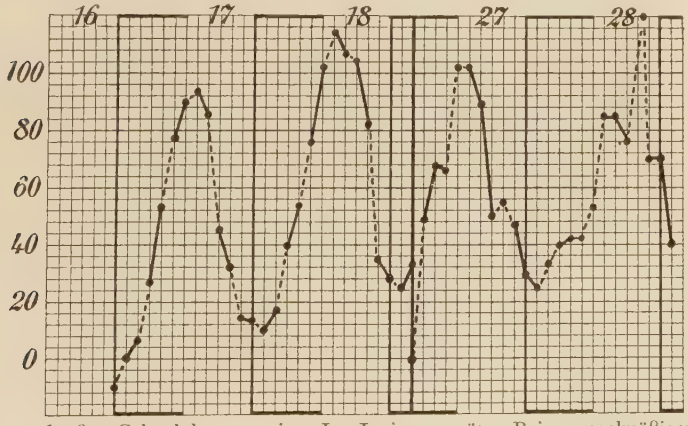
No. 15[1]). Calendula arvensis. Im Freien bis zum 17. Oktober abends 8 Uhr. Dann 12 : 12 stündiger Beleuchtungswechsel bis zum 20. Oktober. Hierauf dauernde Belichtung. Bogenlampe. Temperatur zwischen 14° und 17,5°. (Siehe S. 394.)

einem Lichtwechsel vorausgehenden Perioden bedeutend länger. Blumen, die im Dunkeln aufgeblüht waren, blieben danach noch 1 bis 2 Tage im Finstern und kamen dann ins Dauerlicht (Kurve 19). Die Blume hatte, wie aus der Kurve ersichtlich, am zweiten Tage annähernd ihre maximale Öffnung erreicht, als das Licht einsetzte. Die Öffnungsbewegung wurde sofort in beschleunigtem Tempo fortgesetzt. 4 Stunden später begann die Schließbewegung. Die Blume blieb nach Beendigung derselben mehr als 24 Stunden geschlossen und die nun folgende Öffnungsbewegung war zögernd und führte nur zu einem kleinen Öffnungswinkel (vergl. Kurve 15). Die öffnende Wirkung des Übergangsreizes bei Belichtung und die schließende eines anhaltenden

[1]) Ist nicht, wie die Kurve angiebt, am 20. morgens von 2—6 Uhr verdunkelt gewesen, sondern vom 19. abends 8 Uhr bis 20. morgens 8 Uhr.



No. 16. Calendula arvensis. Anfang Januar ausgesät. Im Gewächshaus bis zum 12. April 6 Uhr abends. Dann 6 : 6 stündiger Beleuchtungswechsel bis zum 19. April. Hierauf dauernde Dunkelheit. Temperatur zwischen 16° und 20°.



No. 17 und 18. Calendula arvensis. Im Juni ausgesät. Bei unregelmäßigem Beleuchtungswechsel erzogen bis zum Beginn des Versuches.

No. 17. Vom 11. August an dauernd belichtet mit der Bogenlampe bis zum Beginn der Messungen. Hierauf 2 : 2 stündiger Beleuchtungswechsel. Am 19. August Versuch abgebrochen. Temperatur zwischen 20° und 23°.

No. 18. Vom 26. August im 4 : 4 stündigen Beleuchtungswechsel. Temperatur zwischen 20,5° und 23,2°.

Lichtreizes trat nach dieser Kurve deutlich hervor, besonders bei einem Vergleich mit den Dunkelkurven (Nr. 3 u. 4). Die vorausgegangene, lange Dunkelperiode beeinflußt also die durch das Licht ausgelösten Reaktionen nicht merklich.

Wird nun der Versuch umgekehrt und eine Blume, die im Dauerlicht aufgeblüht ist, in dauernde Dunkelheit gebracht, dann ist eine deutliche, durch den Übergangsreiz ausgelöste Reaktion nicht immer wahrzunehmen. In den meisten Fällen beschleunigt die Blume, wie Kurve 20 zeigt, gleich nach Beginn der Dunkelperiode die Öffnungsbewegung etwas. Dann folgt eine schnell vorübergehende Schließbewegung, worauf sich die Blume weiter als vorher im Licht öffnet. Weiterhin ist ein Anklang an eine ungefähr tagesrhythmische Bewegung überall zu erkennen, jedoch sind diese Schwingungen nicht annähernd von der Regelmäßigkeit und Amplitude wie bei Blumen, die schon im Dunkeln aufgeblüht waren. Höchstwahrscheinlich ist hierin der Ausdruck einer (schädigenden?) Nachwirkung der langen Belichtung zu sehen, denn die autonomen Bewegungen treten viel deutlicher hervor bei Blumen, die nicht ganz so lange dem Einfluß des Dauerlichtes ausgesetzt gewesen waren (Protokoll 9).

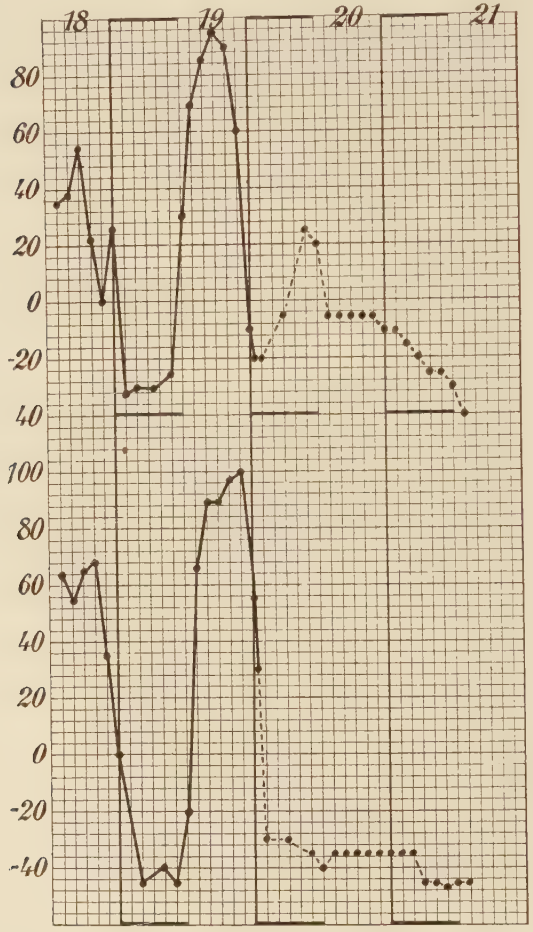
Protokoll 9.

Calendula arvensis. Im Freien erzogen. Vom 17. Oktober abends Pflanze im Versuchshaus dauernd dunkel bis zum 22. Oktober 2 Uhr mittags. Hierauf dauernd mit der Bogenlampe belichtet bis zum 24. Oktober 4 Uhr morgens. Dann dunkel, bis die Blume verblüht.

Datum	Zeit	Temperatur	Belichtung	a	Datum	Zeit	Temperatur	Belichtung	a
22.	12	16,8	dunkel	22		6	16		120
Oktbr.	2	16,4	hell	63		8	15,8		100
	4	16,1		120		10	14,5		91
	6	16,2		109		12	15		122
	8	15,8		— 25	25.	2	16		120
	10	15,8		— 85	Oktbr.	4	16		80
	12	14,5		— 80		6	15		85
23.	2	14,4		— 80		8	16,5		85
	4	14,4		— 70		10	16,2		75
	6	14,1		— 70		12	15,8		55
	8	15,3		— 60		2	15,5		45
	10	17		— 60		4	15,2		25
	12	16		— 50		6	15		15
	2	17		— 35		8	15		25
	4	16,5		— 35		10	16		20
	6	17,5		— 20		12	17		70
	8	17,5		— 20	26.	2	16		91
	10	17		— 15		4	15		109
	12	16,2		— 10		6	15,5		116
24.	2	15,2		— 14		8	15		111
	4	14,7	dunkel	— 15		10	14		105
	6	18		— 5		12	14,5		66
	8	18		+ 3		2	14,2		55
	10	17,5		— 5		4	14		22
	12	16,8		+ 5		6	14		— 10
	2	16,8		44		8	15,2		— 30
	4	15,8		94					

No. 19 und 20. Calendula arvensis. Anfang Januar ausgesät. Im Gewächshaus erzogen.
No. 19. Vom 14. April dauernd dunkel bis zum 18. April. Hierauf konstante Belichtung mit Bogenlampe. Temperatur zwischen 16° und 19°. (Siehe S. 402.)
No. 20. Vom 12. April an dauernd unter der Bogenlampe bis zum 16. April 8 Uhr morgens, dann konstant dunkel. Temperatur zwischen 15° und 19,5°. (Siehe S. 404.)

Die Schließbewegung nach Verdunkelung kann also durch eine lange, vorangegangene Lichtperiode verzögert und fast unterdrückt werden. Auch die autonomen Bewegungen in der folgenden Dunkelperiode lassen noch die Wirkung des Lichtes erkennen. Demnach hat dauerndes Licht einen starken und nachhaltigen Einfluß auf die Blumen von Calendula, während der eine Bewegung einleitende Reiz von dauernder Dunkelheit, wenn ein solcher überhaupt besteht, sogleich mit dem Aufhören des Reizanstoßes auszuklingen scheint. Natürlich ist von den Fällen abzusehen, bei denen das Allgemeinbefinden der Pflanze durch die lange Verdunkelung gelitten hat.



No. 21 und 22. Calendula arvensis. Anfang Januar ausgesät. Im Gewächshaus bis zum 14. April. Dann dauernde Dunkelheit bis zum 19. April 9 Uhr abends. Hierauf konstante Belichtung. Am 21. April Versuch abgebrochen. Temperatur zwischen 16° und 19,5°.

Ein weiterer Faktor, der die Übergangsreaktionen der Blume beeinflußt, ist die Phase der autonomen Bewegung, in der die Blume von einem Reiz getroffen wird. Die Kurven 21 und 22 sind Beispiele dafür, daß eine Übergangsreaktion unter Umständen ausbleiben oder geschwächt werden kann. Beide Blumen hatten sich ca. 36 Stunden vor Beginn des Versuches im Dunkeln geöffnet und waren im Begriff, sich zum zweiten Mal zu schließen. Bei No. 22 war die Schließbewegung ungefähr halb ausgeführt, als das Licht einsetzte. Die Bewegung ging unverändert weiter. Von Übergangsreaktion ist nichts zu merken. No. 21 hatte die Schließbewegung im Dunkeln schon fast vollendet. Die Blume öffnete sich nach Belichtung, jedoch nicht sehr weit, schloß sich dann wieder und war noch ge-

schlossen, als der Versuch am Ende des 3. Tages abgebrochen wurde. Im Anfangsstadium einer Schließbewegung (Kurve 22) wird also durch Belichtung keine Reaktion ausgelöst, jedoch geschieht dies sowohl im Endstadium der Öffnungsbewegung (Kurve 19) als auch der Schließbewegung (Kurve 21). Die Protokolle 10e und f führe ich als

Protokoll 10.

Calendula arvensis. Anfang Januar ausgesät. Im Gewächshaus erzogen. Seit dem 14. April Pflanzen im Versuchshaus in dauernder Dunkelheit. a blieb dauernd dunkel, b vom 18. April 12 Uhr mittags unter die Bogenlampe, c, d, e am 19. April 9 Uhr abends dauernd hell, f am 21. April 2 Uhr morgens. b ist in Kurve 19, c in Kurve 21, d in Kurve 22 wiedergegeben. Alle Versuche wurden am 21. April im Laufe des Tages abgebrochen.

Datum	Zeit	Temperatur	Belichtung	a	b	c	d	e	f
17.	8		dunkel	55					
April	10			90	25				
	12	17		105	50				
	2	18,2		60	50				
	4	18,5		50	64				
	6	19		20	30				
	8	19,5		0	— 40				
	10	18		— 10	— 50				
	12	18,5		— 10	— 55				
18.	2	17,5		— 15	— 62				
	4	18		— 10	— 35				
	6	17,5		+ 30	+ 15				
	8	18		67	63				
	10	18		99	92	35	64		
	12	18	b hell	101	101	38	55		
	2	18,5		98	120	55	65		
	4	18		95	122	22	68	60	
	6	18		92	95	0	35	20	
	8	18		75	40	26	0	0	
	10	17,8		50	— 37	— 32		— 20	
	12			— 40	— 30	— 30	— 45	— 35	
19.	3	17,5		+ 33	— 40	— 30	— 40	— 35	
	6	17,2		35	— 35	— 25	— 45	— 30	
	8	17,2		45	— 45	+ 30	— 20	— 30	
	10	17,2		85	— 40	69	66	0	28
	12	17,5		140	— 40	85	90	50	35
	2	18		140	— 40	95	90	90	65
	4	18,5		135	— 40	90	97	90	92
	6	18,5		135	— 35	60	100	75	73
	8	18,5		110	— 35	— 10	55	40	0
	9		c, d, e hell			— 20	+ 30	+ 5	
	10	17,2		57	— 35	— 20	— 30	— 30	0
20.	$2^1/_2$	18		30	— 35	— 5	— 30	— 15	— 10
	6	18		35	— 15	+ 25	— 35	— 25	— 5
	8	17,5		38	0	+ 20	— 40	— 10	+ 20
	10	17		60	0	— 5	— 35	— 15	40
	12	16,8		110	0	— 5	— 35	— 25	65
	2	16,7		123	+ 15	— 5	— 35	— 10	65

Datum	Zeit	Temperatur	Belichtung	a	b	c	d	e	f
	4	17		145	35	— 5	— 35	— 20	40
	6	17,2		145	35	— 5	— 35	— 20	125
	8	16,8		140	45	— 10	— 35	— 20	105
	10	17,5		125	50	— 10	— 35	— 15	80
	12	17,8		100	45	— 15	— 35	— 10	40
21.	2	17,5	f hell	70	45	— 20	— 45	— 10	25
	4	16		55	45	— 25	— 45	— 10	20
	6	16		45	38	— 25	— 47	— 20	56
	8	16,2		30	42	— 30	— 45	— 15	85
	10	17,2		15	30	— 40	— 45	— 10	52
	12	17,2							15
	2	18,5		— 65					0
	4	19		— 75					0
	6	18,2		— 84					0

Protokoll 11.

Calendula arvensis. Im Freien erzogen bis zum 11. Juni 1909. Dann ins Versuchshaus unter die Bogenlampe bis abends 8 Uhr. Hierauf 12 Stunden dunkel, dann hell. So weiter bis zum 14. Juni 8 Uhr morgens. Hier blieben die Pflanzen nur bis 10 Uhr hell, dann dunkel. In den beiden letzten Tagen je 1 Stunde Belichtung in verschiedenen Phasen der Öffnung.

Datum	Zeit	Temperatur	Belichtung	a	b	Datum	Zeit	Temperatur	Belichtung	a	b
12.	2	18,2	hell	43	77		4	19		117	112
Juni	4	17,8		15	0		6	19,5		90	100
	6	17,8		— 20	— 43		$8^1/_2$	19,2		45	88
	8	18,5	dunkel	— 23	— 40		10	19		77	73
	10	17,6		— 25	— 45		12	19,4		43	45
	12	17,5		— 25	— 28	15.	2	18		42	52
13.	2	17,5		— 35	— 35	Juni	4	18		41	52
	4	17		— 35	— 35		6	18,7		63	56
	6	17		— 10	— 30		8	17,7	hell	102	80
	8	16,6	hell	0	— 30		9	17	dunkel	118	94
	10	17,5		— 10	0		10	17,5		142	126
	12	17,2		157	147		12	18,5		136	136
	2	17,6		117	115		2	20		130	124
	4	17,4		64	63		4	20		93	118
	6	17,6		— 10	— 35		6	20		57	52
	8	17,6	dunkel	— 25	— 50		8	21		50	65
	10	17,6		— 20	— 45		10	20		43	44
	12	17,5		— 15	— 45		12	20,2		37	37
14.	2	17		— 10	— 40	16.	2	19,5		33	52
	4	17		— 10	— 35		4	19,4		52	66
	6	17		— 10	— 35		6	19		93	91
	8	16,6	hell	0	— 35		$8^1/_2$	19	hell	127	132
	10	18,3	dunkel	123	43		$9^1/_2$	19	dunkel	142	136
	12	17,4		132	135		$11^1/_2$	19,2		173	155
	2	18		125	127		2	19,2		146	145

Beide Blumen sind im Verblühen.

weitere Belege an. Versuch e entspricht ungefähr Kurve 22, f No. 21. Die Protokolle für die Kurven 19, 21, 22 sind in der Tabelle 10 unter b, c, d auch wiedergegeben, da die Versuche gleichzeitig gemacht wurden.

Die gleichen Resultate wurden auch erzielt, wenn nach periodischem Beleuchtungswechsel Dauerlicht auf die Pflanze einwirkte, und der Beginn desselben in verschiedene Phasen der Bewegung verlegt wurde. Es kommt also für den Erfolg eines Übergangsreizes nicht darauf an, ob die begonnene Bewegung, bei der die Blume von dem Reiz getroffen wird, autonom oder aitiogen ist, sondern nur auf die augenblickliche Phase der Bewegung.

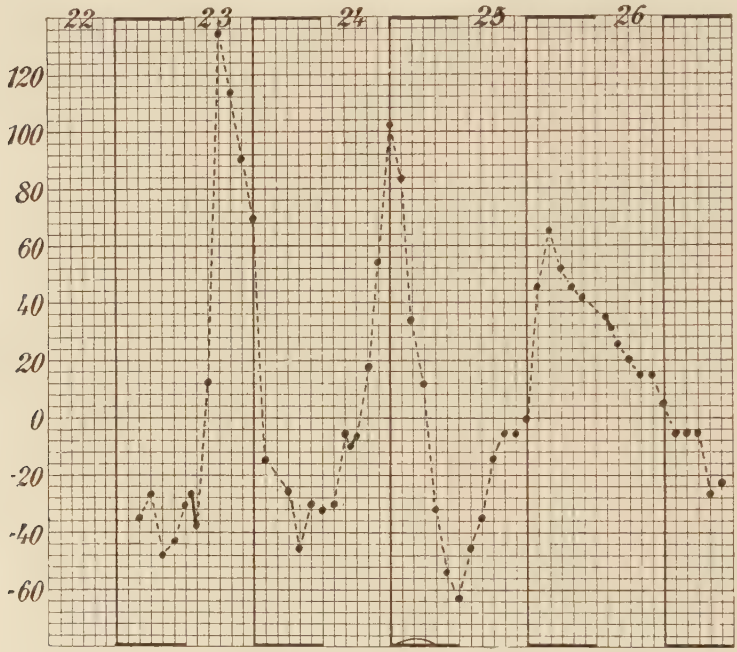
Durch die nun folgende Versuchsreihe sollte festgestellt werden, ob auch die durch Verdunkelung ausgelöste Reaktion durch die autonome Bewegung unterdrückt werden kann. Da Blumen, die im Dauerlicht aufgeblüht sind, keine autonomen rhythmischen Bewegungen ausführen, konnten hier nur Versuche mit Blüten gemacht werden, die vorher einem rhythmischen Beleuchtungswechsel ausgesetzt gewesen waren. Die Resultate entsprachen durchaus denjenigen, die bei Belichtung in ver-

Protokoll 12.

Calendula arvensis. Anfang Januar ausgesät. Im Gewächshaus erzogen. Die Blumen öffneten sich hier am 13. April bei sehr trübem Wetter fast garnicht. Am 19. gingen sie dagegen ungewöhnlich früh auf, d. h. 2—4 Stunden früher als sonst.

Datum	Zeit	Temperatur	Belichtung	a	b	c	d	e	f
13.	8	12,5	Im Gewächs-	— 46	— 36	— 24	— 36	— 39	— 38
April	10		haus	— 32	— 36	— 20	— 36	— 38	— 15
	12		Tageslicht	— 35	— 37	— 15	— 50	— 41	— 20
	2	11,5		— 55	— 45	— 34	— 54	— 42	— 40
	4	11		— 52	— 44	— 40	— 62	— 39	— 45
	6	11,5		— 66	— 48	— 38	— 59	— 42	— 53
	8	16		— 63	— 42	— 40	— 57	— 42	— 46
	12	17,8		— 66	— 42	— 38	— 56	— 43	— 46
14.	4	15,6	e u. f dunkel	— 63	— 42	— 26	— 49	— 45	— 43
	6	14,8		— 62	— 20	— 5	+ 25	— 38	— 35
	8	19,5	c u. d dunkel	+ 185	+ 132	+ 114	+ 109	+ 168	+ 111
	10	17,2	a u. b dunkel	122	104	45	80	105	94
	12	14,2		117	93	74	70	132	86
	2	14,2		45	— 13	5	20	120	96
	4	15,8		— 44	— 62	— 42	— 35	98	75
	8	15,5		— 72	— 57	— 50	— 57	60	52
	10	15		— 62	— 57	— 10	0	44	46
	12	15,5		— 44	— 57	+ 15	+ 15	44	56
15.	2	15		+ 25	+ 15	100	40	74	35
	4	16	e hell	90	82	90	63	100	40
	6	15	c hell	111	92	97	83	145	47
	8	16	a hell	102	100	90	87	157	60
	10	15,5		104	95	106	82	121	65
	12	17		121	90	77	75	— 23	66
	2	17		117	96	— 55	58	— 52	63
	4	17		42	100	— 43	52	— 55	60
	6	16,5		— 50	98	— 38	47	— 55	47
	8	16,8		— 55	87	— 52	35	— 55	40

schiedenen Phasen der Bewegung gewonnen worden waren. Hat eine Öffnungsbewegung im Licht begonnen, so wird sie auch nach Verdunkelung fortgesetzt (Protokoll 11 am 14. April morgens 10 Uhr und am 15. morgens 9 Uhr), der Öffnungswinkel bleibt aber kleiner als bei rhythmischer Beleuchtung und die Schließbewegung setzt früher ein. Verdunkelt man im Endstadium die Öffnungsbewegung, so schließt sich die Blüte sofort (Protokoll 12 c und d am 14. April morgens 8 Uhr), mitunter aber wird die Schließbewegung dann noch einmal durch eine kleine Öffnungsbewegung unterbrochen (Protokoll 12 c am 14. April morgens 10 Uhr). — Hat die Schließbewegung schon im Licht begonnen, so wird sie im Dunkeln fortgesetzt, nur ihre Geschwindigkeit wird verringert im Vergleich zu der im Licht ausgeführten Bewegung. Nach kurzer



No. 23. Calendula arvensis. Im Freien bis zum 17. Oktober 6 Uhr abends. Hierauf dauernde Belichtung mit der Tantallampe mit Ausnahme vom 23. Oktober von 9 bis 10 Uhr morgens, am 24. Oktober von 1 bis 2 Uhr mittags und 26. Oktober von 11 bis 12 Uhr. (Siehe S. 411.)

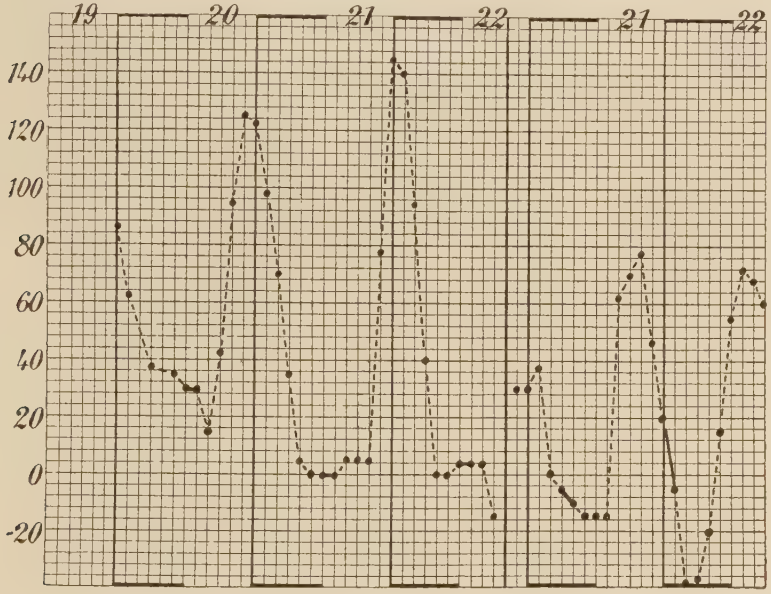
Ruhepause setzen dann die autonomen Schwingungen ein, wie sie bei Blumen auftreten, die sich in dauernder Dunkelheit entwickelt haben.

Die Phase der Bewegung, in der die Blume sich befindet, ist demnach für das Zustandekommen einer Reaktion durch einen Übergangsreiz in allen Fällen maßgebend.

Aus den Versuchen in dauernder Dunkelheit (Kurve 3 u. 4), und den gleichen mit nachfolgendem Dauerlicht (Kurve 19, 21, 22) ist zu entnehmen, daß der Reiz,

den dauernde Dunkelheit auf die Blume ausübt, sehr gering ist. Damit ist jedoch nicht gesagt, daß Dunkelheit überhaupt keinen Einfluß auf die Blume hat. Schon Oltmanns beobachtete, daß Dunkelheit eine Vorbedingung für das Öffnen durch Licht ist. Es ist wohl denkbar, daß noch irgendwelche andere Vorgänge durch die Dunkelheit eingeleitet werden, die zwar zu keiner sichtbaren Reaktion führen, aber die Reaktionsfähigkeit, also die Stimmung der Pflanze, ändern. Die folgenden Versuche zeigen, daß schon eine kurze Dunkelperiode einen Einfluß in diesem Sinn hat. Dadurch wird die Wirkung des nachfolgenden Lichtes verändert.

Am 17. Oktober wurden Pflanzen in Dauerlicht unter die Tantallampe gebracht. In der Nacht vom 22. zum 23. Oktober blühte eine derselben auf. Ihre Bewegungen



No. 24 und 25. Calendula arvensis. Anfang Januar ausgesät. Im Gewächshaus bis zum 17. April $8^1/_2$ morgens. Von da ab

No. 24. Jeden Tag morgens von $8^1/_2$ bis 10 Uhr dunkel, den Rest des Tages hell. Am 22. April Versuch abgebrochen. Temperatur zwischen 16^0 und 19^0.

No. 25. Abwechselnd $1^1/_2$ Stunde dunkel und $16^1/_2$ Stunde hell. Temperatur zwischen 16^0 und 19^0. (Siehe S. 413.)

sind in Kurve 23 aufgezeichnet. Wäre die Pflanze nie ins Dunkle gekommen, so hätte sie sich, wie aus den Versuchen im dauernden Licht zu schließen ist, erst im Laufe einiger Tage und dann nur unvollkommen geöffnet. Bei diesem Versuch wurde die Pflanze aber am 23. Oktober früh von 9—10 Uhr verdunkelt, dann wieder dauernd belichtet. Mit dem einsetzenden Licht um 10 Uhr begann sofort eine sehr energische Reaktion. Die Blume öffnete sich bis 2 Uhr nachmittags und erreichte annähernd eine maximale Öffnungsweite. Hierauf begann die Schließbewegung, und diese war im

Laufe der Nacht beendet. Am folgenden Tag (24. Oktober) um 1 Uhr mittags war die Blume sehr schwach geöffnet. Es wurde von 1—2 Uhr verdunkelt. Danach fand im Licht wiederum eine ausgiebige Öffnungsbewegung statt, die freilich nicht ganz so schnell vor sich ging und so weit führte als am Tage vorher. Abends 8 Uhr war dennoch ein Winkel von 103° erreicht, worauf eine 12 stündige Schließbewegung folgte. Diese ging dann in eine 16 stündige Öffnungsbewegung über, wodurch am 25. Oktober nachts 12 Uhr ein Winkel von 65° erreicht wurde. Hierauf schloß sich die Blume und war 24 Stunden später verblüht. Ich möchte nicht unerwähnt lassen, daß dieser Versuch einen Ausnahmefall darstellt, da zwischen der Schließbewegung am 25. Oktober und der folgenden Öffnung keine Dunkelperiode lag. Die Bewegung trat dennoch relativ schnell ein. Vielleicht ist der Grund hierfür in dem schwächeren Licht der Tantallampen zu suchen, die bei diesem Versuch verwendet wurden.

Ein dem obigen (Kurve 23) ähnlicher Versuch mit gleichem Resultat ist aus Protokoll 13 zu ersehen. In diesem Fall wurde die Pflanze, deren Blume sich bei

Protokoll 13.

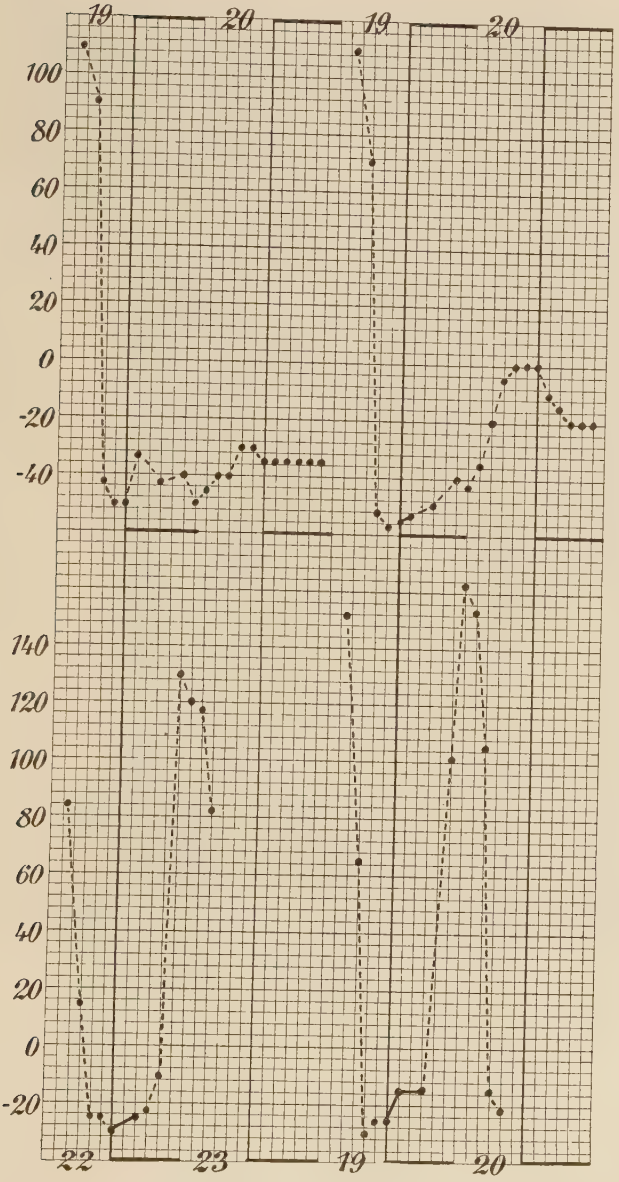
Calendula arvensis. Im Freien erzogen. Am 17. Oktober 6 Uhr abends dauernd in Tantallicht. Als die Blume sich öffnet, vom 20. Oktober an jedem Morgen von 8—9 Uhr dunkel, die übrige Zeit hell.

Datum	Zeit	Temperatur	Belichtung	a	Datum	Zeit	Temperatur	Belichtung	a
20.	8	16,5	dunkel	+ 7		6	16,9		97
Okt.	9	16,5	hell	7		8	16,8		98
	10	16,5		6		10	16,2		67
	12	16,8		— 15		12	16,2		30
	2	17,2		0	22.	2	16		7
	4	17,5		30	Okt.	4	15		0
	6	17,2		47		6	15,8		— 5
	8	16,8		50		8	14,2	dunkel	2
	10	16,3		43		9		hell	5
	12	16,2		16		10	15		12
21.	2	16,1		17		12	17		40
	4	16		15		2	16,2		84
	6	15,8		5		4	16,7		116
	8	15,8	dunkel	5		6	17,2		142
	9	15,8	hell	10		8	16,8		170
	10	16,2		8		10	16		164
	12	15,8		15		12	15,6		72
	2	16,3		30	23.	2	16,2		42
	4	16		86		4	15,5		8

Dauerlicht geöffnet hatte, während der Blütezeit täglich nur von 8—9 Uhr morgens verdunkelt. Trotz der überwiegend langen Lichtperioden (23 Stunden) machte die Blume fast normale rhythmische Bewegungen.

In den beiden erwähnten Fällen hatte die eine Stunde Dunkelheit genügt, um die Blume in einen Zustand zu versetzen, der sie befähigt, auf den Übergangsreiz des Lichtes durch eine Öffnungsbewegung kräftig zu reagieren.

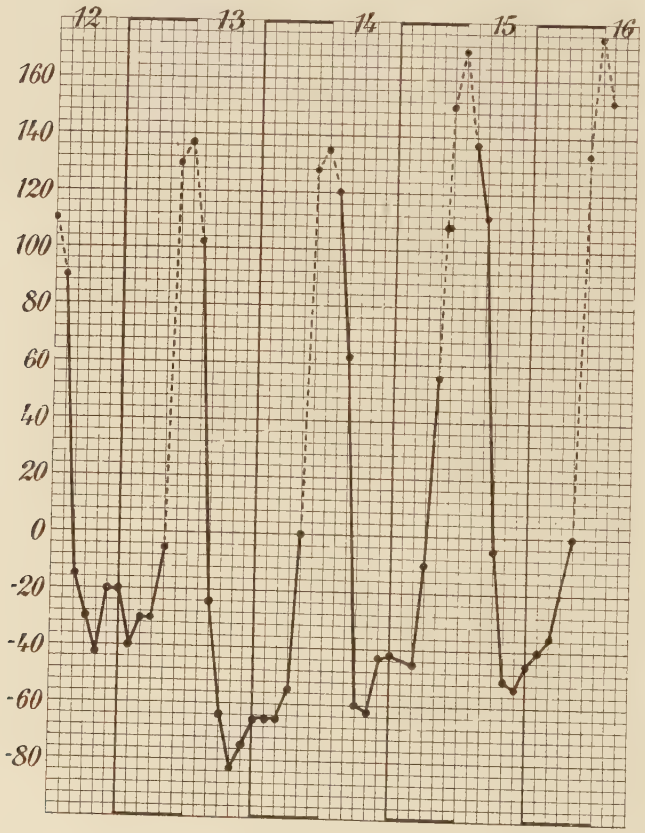
Die Stimmungsveränderung durch eine kurze Verdunkelung wird schwächer, wenn die vorausgehende Lichtperiode kürzer ist. In diesem Fall ist daher die Reaktion



No. 26. Sofort um 8 Uhr unter die Bogenlampe.
No. 27. Um 10 Uhr.
No. 28. Um 12 Uhr.
No. 29. Um $2^1/_2$ Uhr.
Der Versuch No. 28 wurde 24 Stunden später angesetzt.
Temperatur bei No. 26, 27, 29 zwischen 15^0 und $20{,}5^0$, bei No. 28 zwischen 11^0 und $18{,}6^0$. (Siehe S. 415.)

No. 26, 27, 28, 29. Calendula arvensis. Anfang Januar ausgesät. Im Gewächshaus geblieben bis zum 19. April. Vom Beginn der Messungen am 19. April an einem schattigen Standort. Die Blumen hatten sich am 18. April zum ersten Mal geöffnet. Am 19. April abends 8 Uhr alle Pflanzen ins Versuchshaus gebracht.

nach Wiederbelichtung weniger ausgiebig. Das zeigt sich durch einen Vergleich der Kurven 24 und 25. Nr. 24 wurde vom 17. April an täglich jeden Morgen $1^1/_2$ Stunde verdunkelt und blieb dann $22^1/_2$ Stunden hell. Nr. 25 wurde abwechselnd $1^1/_2$ Stunde ins Dunkle und $16^1/_2$ Stunden unter die Lampe gestellt. In beiden Fällen wurde eine rhythmische Bewegung ausgelöst. Das Ausmaß der Öffnungsbewegungen blieb aber bei Nr. 25 zurück im Vergleich zu Nr. 24, wo die vorangehende Lichtperiode länger war. Auch der Beginn der Bewegung war bei Nr. 25 langsamer. Es könnte hierfür

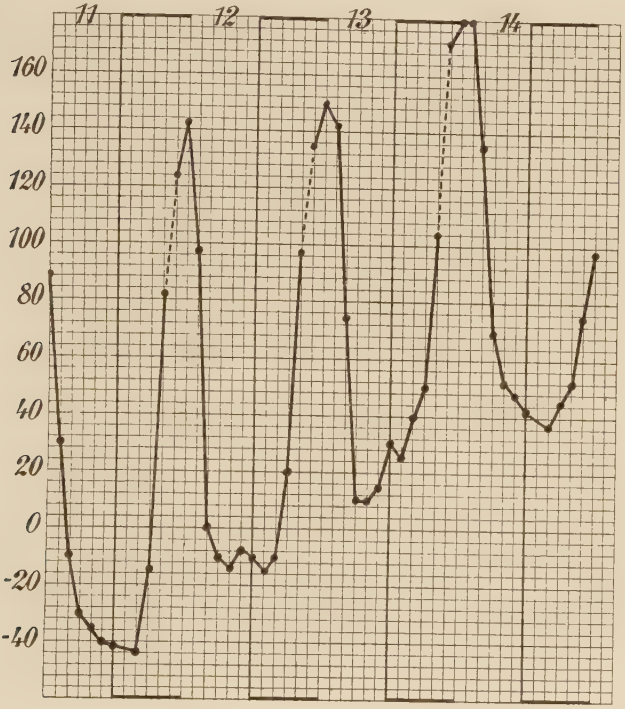


No. 30. Calendula arvensis. Bis zum 10. Juni im Freien gewesen. Von da ab jeden Morgen von 4 bis 10 Uhr belichtet. Bogenlampe. Den Rest des Tages dunkel. Am 16. Juni Blume verblüht. Temperatur zwischen 16,4° und 21°. (Siehe S. 416.)

allerdings der Grund darin gesucht werden, daß bei Nr. 25 die aitiogenen Reaktionen nicht immer mit den autonomen Schwingungen zusammenfallen, da diese stets mehr als 18 ($16^1/_2 + 1^1/_2$) Stunden beanspruchen. Dagegen läßt sich aber einwenden, daß bei dem 9 : 9 stündigen Rhythmus (Kurve 7), wo also dieselbe Differenz zwischen

der autonomen und aitiogenen Bewegung bestehen muß, doch eine maximale Öffnung der Blume erreicht wird. Es ist daher anzunehmen, daß die Empfindlichkeit für Stimmungsänderung während einer Dunkelperiode mit der Dauer der vorausgehenden Lichtperiode wächst. Hiermit wächst auch die nach Verdunkelung durch Licht ausgelöste Übergangsreaktion.

Ich kann vorläufig noch nicht übersehen, ob diese Deutung die einzig mögliche ist. Da sie mir die einfachste zu sein scheint, und die bis jetzt bekannten Tatsachen ihr nicht widersprechen, so sehe ich sie als die gegebene an. Weitere Untersuchungen müssen zeigen, ob sie die richtige ist.



No. 31. Calendula arvensis. Bis zum 10. Juni im Freien gewesen. Von da ab jeden Morgen von 4 bis 6 Uhr belichtet. Bogenlampe. Den Rest des Tages dunkel. Am 15. Juni Blume verblüht. Temperatur zwischen 16,4° und 19,4°. (Siehe S. 416.)

Die durch Licht ausgelöste Übergangsreaktion ist nun nicht nur von der Dauer der letzten Lichtperiode abhängig, sondern auch von der Zeit der Verdunkelung, die dieser Lichtperiode folgt und dem Belichtungsreiz vorausgeht. Als Beleg hierfür sind die Kurven 26—29 wiedergegeben. Die zur Beobachtung verwendeten Blumen dieser 4 Pflanzen waren am 19. April im Gewächshaus aufgeblüht und hatten sich wie üblich auch

vor Sonnenuntergang noch geschlossen. Um 8 Uhr abends wurden sie ins Versuchshaus gebracht. No. 26 kam gleich unter die Lampe, die 3 andern Pflanzen wurden dunkel gestellt. No. 27 wurde dann um 10 Uhr belichtet, No. 28 um 12, No. 29 um $2^1/_2$ Uhr. Nach der Belichtung um 8 Uhr erfolgt bei No. 26 keine Reaktion. Die Blume bleibt geschlossen. Die um 10 Uhr belichtete Blume (No. 27) öffnet sich wenig. Bei No. 28 dauert die Dunkelperiode ungefähr 4 Stunden. Genau ist diese Zeit nicht anzugeben, da die Pflanzen noch während der abendlichen Dämmerung im Gewächshaus standen und infolgedessen ein allmählicher Übergang zur vollen Dunkelheit stattfand. Diese Blume erreicht nach der Belichtung um Mitternacht annähernd eine maximale Öffnung. Bei No. 29 findet nach ca. 6 stündiger Verdunkelung um $2^1/_2$ Uhr morgens nach Belichtung eine Öffnungsbewegung statt, die in ihrer Amplitude nicht mehr hinter der einer normal belichteten Blume zurückbleibt. Die Reaktionen treten also — jedenfalls in diesen beobachteten Grenzen — um so schneller ein und sind um so ausgiebiger je länger die Dunkelperiode ist, die der den Reiz auslösenden Belichtung vorangeht.

Wird das zeitliche Verhältnis der aufeinander folgenden Licht- und Dunkelperioden sehr zugunsten der Dunkelheit verschoben, so fallen die Öffnungsbewegungen nach Ablauf dieser Zeit wieder geringer aus. 6 Stunden Dunkelheit und 18 Stunden Belichtung führten zu einer maximalen Öffnung (No. 29). Dasselbe Resultat wird noch erzielt, wenn 18 Stunden verdunkelt und 6 Stunden belichtet wird. (Kurve 30.) Das Verhältnis von Licht- zu Dunkelperioden kann also in ziemlich weitem Maße verschoben werden, ohne daß die Bewegungen der Blume dadurch beeinträchtigt werden. Werden aber die Lichtperioden noch mehr verkürzt, und die Zeit der Verdunkelung entsprechend verlängert, so kommen die aitiogenen Reaktionen immer weniger zum Ausdruck. Die Bewegungen nehmen den Charakter der bei dauernder Dunkelheit ausgeführten Schwingungen an. Kurve 31 stellt einen Versuch dar, bei dem abwechselnd 2 Stunden belichtet und 22 Stunden verdunkelt wurde. Die Bewegungen dieser Blume bleiben zurück hinter denen von No. 30. Die aitiogenen Reaktionen sind also am ausgiebigsten, wenn Licht- und Dunkelperioden in einem zeitlichen Verhältnis zueinander stehen, wie es bei dem Wechsel von Tag und Nacht der Fall ist. Die Differenzen, die hierin in den verschiedenen Monaten des Jahres vorkommen, beeinflussen die Bewegungen nicht merklich. Durch diese scheinbare Konstanz der Bewegungen hatte sich Linné täuschen lassen, als er die Gruppe der Aequinoctiales aufstellte. Wie wir gesehen haben, ist dennoch der Wechsel der Außenfaktoren entscheidend für das Tempo der Schwingungen.

Natürlich ist bei den eben besprochenen Versuchen wiederum die Phase zu berücksichtigen, in der die Blume von dem Reiz getroffen wird. Bei den Versuchen 26—29 begann die Dunkelheit nach der ersten Öffnung abends, als die Blumen geschlossen waren, entsprechend den normalen Bedingungen. In der folgenden Versuchsreihe (Protokoll 14 a—k) wurden die 10 verwendeten Pflanzen schon mittags 12 Uhr ins Versuchshaus gebracht und gleich verdunkelt. Sie hatten sich am Tage vorher zum ersten Mal geöffnet. Nach 4stündiger Verdunklung, also nachmittags um 4 Uhr, wurden 2 Pflanzen (a und b) wieder belichtet. Es erfolgte danach keine Reaktion. c und d wurden um 6 Uhr, also nach 6stündiger Verdunklung wieder belichtet; die eine der beiden Blüten öffnete sich. Der Winkel erreichte nur un-

Protokoll 14.

Calendula arvensis. Anfang Januar ausgesät. Im Gewächshaus erzogen und aufgeblüht. Am 14. April 12 Uhr mittags alle Pflanzen im Versuchshaus dunkelgestellt. Um 4 Uhr a und b hell, 6 Uhr c und d, 8 Uhr e und f, 10 Uhr g und h hell. Am 15. April 4 Uhr morgens a, um 6 Uhr c, um 8 Uhr e, um 10 Uhr g dunkelgestellt. Die Temperaturangaben beziehen sich auf die Pflanzen, die hell blieben.

Dat.	Zeit	Temperatur	Belichtung	a	b	c	d	e	f	g	h	i	k
14.	9	19	Tageslicht	134	126	132	89	102	98	127	113	114	130
April	10	17,2		116	106	107	109	94	111	112	106	87	114
	12	17,0	alle dunkel	115	106	90	95	90	95	118	90	81	112
	2			20	−35	−48	−50	−35	−20	−10	−10	−52	−15
	4		a, b hell	−59	−45	−45	−50	−62	−50	−40	−46	−45	−38
	6	15,8	c, d hell	−59	−44	−46	−48	−80	−53	−83	−47	−45	−40
	8	15,5	e, f hell	−58	−42	−50	−50	−82	−52	−83	−46	−45	−40
	10	15,0	g, h hell	−53	−37	−35	−47	−82	−52	−77	−42	−44	−37
	12	15,5		−50	−37	−15	−50	−75	−55	−77	−50	−47	−40
15.	2	15,0		−47	−35	+65	−47	−39	−50	−50	−12	−48	−35
	4	15,2	a dunkel	−52	−35	+63	−50	+30	−57	+127	+87	+10	−20
	6	15,2	c dunkel	−57	−30	+38	−47	+25	−32	+150	+119	+100	+74
	8	15,0	e dunkel	−52	−30	0	−45	−20	−28	+51	+32	+89	+92
	10	15,5	g dunkel	−50	−25	−15	−50	−38	−15	−64	−58	+74	+90
	12	16,0		−50	−15	−15	−43	−40	−22	−66	−62	+75	+87
	2	16,0		−52	−15	−15	−45	−37	−23	−63	−60	+77	+75
	4	16,5		−55	−5	−5	−46	−30	−20	−55	−57	+80	+73
	6	16,5		+85	0	+55	−45	−20	−25	−55	−53	+37	+60
	8	16,5		+116	0	+100	−45	−20	−25	−55	−53	+37	+18
	10	16,2		+107	0	+95	−46	+46	−25	−54	−52	+10	0
	12	16,2		+118	+5	+97	−48	+80	−25	−15	−52	0	−15
16.	2	16,2		+114	+23	+92	−46	+80	−25	+105	−50	0	−20
	4	16,2		+123	+52	+92	−52	+82	−25	+137	−47	0	−30
	6	16,2		+92	+57	+88	−41	+80	−25	+135	−46	0	−20
	8	16,4		+55	+48	+110	−28	+77	−25	+132	−40	+30	+20
	10	16,4		+15	+47	+53	+5	+65	−10	+137	−30	+77	+83

gefähr $^2/_3$ der Maximalgröße, dann schloß sich die Blume wieder. Das gleiche Resultat war nach einer 8stündigen Verdunklung (e und f). Nur e öffnete sich, ebenfalls nicht vollständig. g und h blieben bis 10 Uhr abends, also 10 Stunden dunkel. Bei Belichtung öffneten sich dann beide Blumen vollständig. Die beiden letzten Pflanzen (i und k) blieben im Dunkeln. Auch bei diesen Blumen fand wieder eine Öffnungsbewegung statt. Während aber g und h die Bewegungen schon um 12 Uhr begannen, fingen sie bei i und k erst nachts um 2 Uhr an und führten nur zu einem kleineren Öffnungswinkel als bei g und h. Die Schließbewegung begann bei diesen 4 Blumen jedoch ziemlich gleichzeitig um 6 Uhr morgens.

Die Pflanzen b, d, f und h blieben weiterhin im Licht. a, c, e und g wurden nach 12 Stunden wieder verdunkelt. Durch einen Vergleich dieser beiden Reihen wird noch ein weiterer Beweis für die Annahme geliefert, daß langanhaltende Belichtung die Öffnungsbewegung hemmt.

Die angeführten Resultate sind ausgewählt aus 181 Versuchen, die mit Calendula arvensis angestellt wurden. Es ist nicht möglich, alle Protokolle oder Kurven wiederzugeben. Die nicht angeführten bestätigen nur die mitgeteilten Ergebnisse[1]).

Ergebnisse der Versuche mit Calendula arvensis.

Die Blumen von Calendula arvensis machen in der Natur regelmäßige, nyktinastische Bewegungen derart, daß sie sich am frühen Morgen öffnen und um die Mittagszeit wieder schließen (Kurve 1). Bei einem künstlichen, 12 : 12 stündigen Lichtwechsel ergeben sich die gleichen Bewegungen (Kurve 2). S. 384.

In dauernder Dunkelheit öffnen sich die Knospen von Calendula und führen ungefähr im Tagesrhythmus periodische Bewegungen aus, die autonom sein müssen (Kurve 3 und 4). Protokoll 10a zeigt, daß sie nicht etwa durch Temperaturschwankungen bedingt sein können. Außerdem sprechen noch andere, später zu berührende Gründe für den autonomen Charakter dieser Schwingungen. S. 385.

Bei dauernder Belichtung entfalten sich die Knospen nur sehr langsam und unvollständig. Die Blättchen führen keine regelmäßigen, periodischen Bewegungen aus (Kurve 5). S. 387.

Die Zeiten des Öffnens und Schließens der Blumen lassen sich durch eine Verschiebung des Lichtwechsels beliebig verlegen (Kurve 6, Protokoll 2). S. 387, 388.

Wird der Lichtwechsel beschleunigt, so paßt sich die Blume in ihren Bewegungen den Außenbedingungen derart an, daß nach Belichtung stets Öffnen, nach Verdunkelung Schließen erfolgt (Kurve 7, 8, 9, 10). Dies gilt jedoch nur so lange, als die Dauer jeder Periode nicht unter 6 Stunden sinkt. Bei 4 : 4 stündigem Beleuchtungswechsel tritt neben den aitionastischen Reaktionen eine autonome, etwa tagesperiodische Bewegung hervor (Kurve 11 und 12). Bei 2 : 2 stündigem Beleuchtungswechsel ist nur noch die autonome Schwingung wahrnehmbar, aitionastische Reaktionen sind nicht zu beobachten (Kurve 13). S. 388—391.

Wird das Tempo des Lichtwechsels dem natürlichen gegenüber verlangsamt, so paßt sich die Blume demselben in ihren Bewegungen wiederum an, jedoch öffnet sie sich in der Dunkelperiode und schließt sich im Licht (Kurve 14). S. 391, 392.

[1]) Auf Wunsch stehen die übrigen Kurven und Protokolle jederzeit zur Verfügung.

Sind Licht- und Dunkelperioden von ungleicher Dauer, so ist der Zeitraum zweier aufeinander folgender Perioden bedingend für das Tempo der Bewegungen, vorausgesetzt, daß diese Summe nicht zu gering wird. Je nach der Verteilung von Licht und Dunkelheit öffnet sich die Blume im Licht und schließt sich in der Dunkelheit oder umgekehrt (Kurve 24, 25, 30, 31; Protokoll 3, 4, 13). S. 392—394.

Nach rhythmischer Beleuchtung öffnet sich die Blume im dauernden Licht nur unvollständig, ohne periodische Bewegungen auszuführen (Kurve 15; Protokoll 6). Ebenso verhält sich die Blume nach dauernder Dunkelheit im Dauerlicht (Kurve 19). S. 394.

Es folgt aus dem verschiedenen Verhalten der Blumen im Licht — Öffnen bald nach Belichtung, Schluß einige Stunden später — daß dasselbe eine doppelte Wirkung hat. Die beiden Reaktionen, die sich daraus ergeben, habe ich als Übergangs- und Folgereaktion bezeichnet. S. 401.

Nach rhythmischer Beleuchtung in dauernder Dunkelheit führt die Blume etwa tagesperiodische Schwingungen aus, deren Tempo unabhängig ist von dem Tempo des vorangegangenen Beleuchtungswechsels (Kurve 16; Protokoll 5). Auch nach dauernder Belichtung treten in konstanter Dunkelheit größere Schwingungen auf (Kurve 20; Protokoll 9). S. 395.

Eine Übertragung des Bewegungsrhythmus von den Blättern auf die Blumen war nicht wahrzunehmen in Versuchen, bei denen die Blätter periodisch verdunkelt wurden, während die Blume dauernd hell blieb, oder wenn die Blume rhythmisch verdunkelt wurde, während die Blätter dauernd hell blieben (Protokoll 7, 8). S. 397.

Das Tempo der autonomen Bewegungen der Blumen ist nicht im Laufe der selbständigen Entwicklung der Pflanze erlernt. Die gleichen Bewegungen zeigen sich nach einer Erziehung unter dauernd anormalen Beleuchtungsbedingungen (Kurve 17 u. 18). S. 398.

Die Phase der autonomen Bewegungen, in der sich die Blume während eines Lichtwechsels befindet, ist bedingend für die Übergangsreaktionen. Ist die Schließbewegung im Dunkeln etwa halb ausgeführt, so erfolgt nach Belichtung keine

Öffnungsbewegung, ebenso während der Öffnung nach Verdunkelung keine Schließbewegung (Kurve 21, 22; Protokoll 10, 11). S. 406.

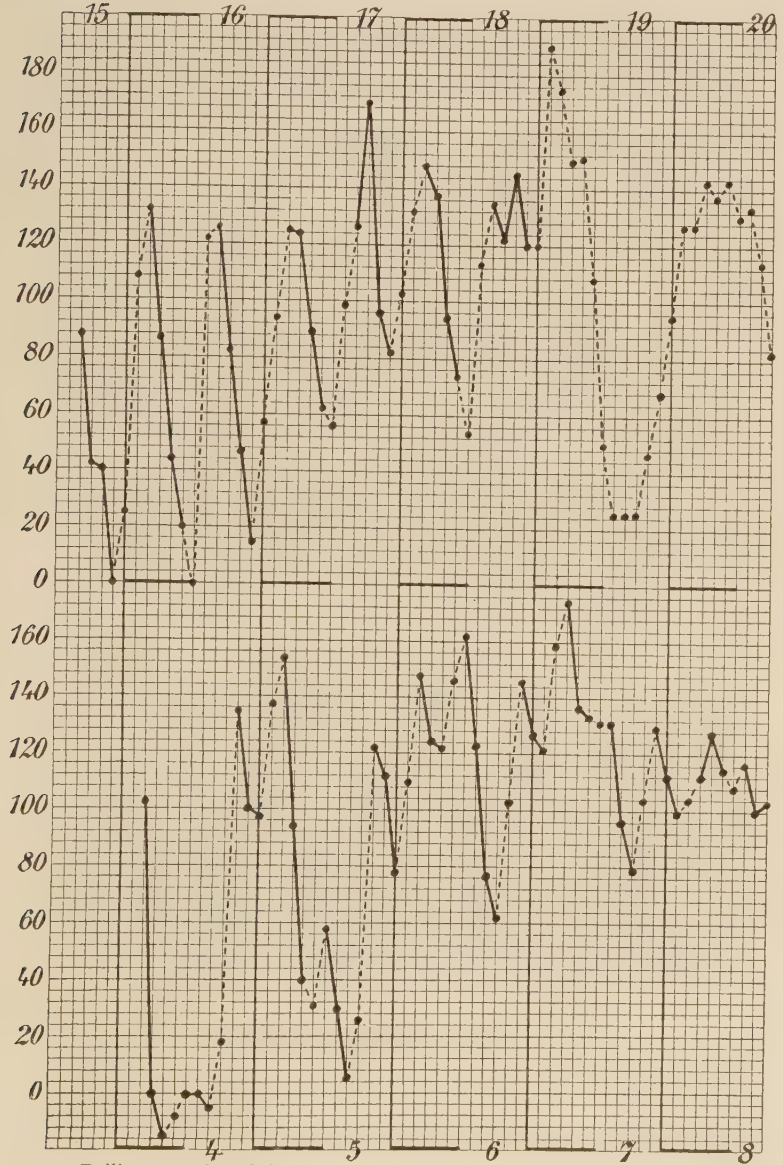
Außerdem ist die Übergangsreaktion abhängig von der Lichtstimmung der Pflanze. Nach langer Belichtung verändert eine kurze Dunkelperiode die Stimmung der Blume schon so weit, daß Wiederbelichtung schnell eine Reaktion auslöst (Kurve 23, 24, 25; Protokoll 13). Nach einer kürzeren Lichtperiode muß die folgende Dunkelheit länger währen, damit dasselbe Resultat erzielt wird (Kurve 26, 29). Wird das Verhältnis von Licht- und Dunkelperioden sehr zugunsten der letzteren verschoben, so treten die aitionastischen Reaktionen den autonomen Bewegungen gegenüber zurück (Kurve 30, 31). S. 411.

Da die durch Licht ausgelösten Reaktionen sowohl von der Phase der autonomen Bewegungen als auch von der Lichtstimmung der Pflanze abhängen, können durch den gleichen Lichtwechsel zu verschiedenen Zeiten und nach verschiedener Vorbehandlung verschiedene Erfolge erzielt werden.

II. Bellis perennis.

Mit dieser Pflanze haben schon Pfeffer und Oltmanns Versuche bezüglich der Schließbewegungen der Blumen angestellt. Es waren daher nur Ergänzungen zu dem vorhandenen Material erforderlich. Die zahlreichen Vorversuche ergaben, daß Bellis ein weit weniger günstiges Objekt als Calendula ist. Die Blumen reagieren leichter auf Temperaturschwankungen, sind überhaupt sehr empfindlich gegen Störungen z. B. durch Insekten. Mehrere Blumen zu gleicher Zeit unter gleichen Bedingungen verhalten sich nicht so übereinstimmend, wie es bei Calendula der Fall ist. Es sind daher nicht sehr viele definitive Versuche mit Bellis ausgeführt worden.

Die Angaben von Oltmanns über das Verhalten der Blumen von Bellis im Freien stimmen mit meinen Beobachtungen überein. Die Zeit des Öffnens und Schließens ist je nach dem Standort, den Witterungsverhältnissen und dem Alter der Blumen verschieden. Während der längsten Tage waren an sonnigen Stellen schon von 5 Uhr morgens an Öffnungsbewegungen bei

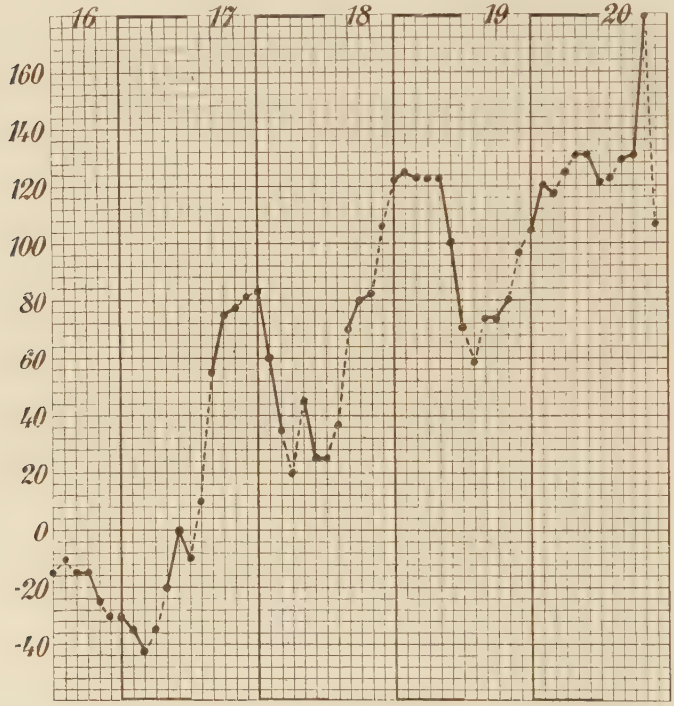


No. 32. Bellis perennis. Seit dem 10. Juni in einem 6 : 6 stündigen Beleuchtungswechsel. Bogenlampe. Vom 18. Juni 12 Uhr nachts an dauernde Belichtung. Temperatur zwischen 18,9° und 20,9°.

No. 33. Bellis perennis. Seit dem 29. September dauernde Belichtung mit der Bogenlampe. Mit Beginn der Blüte am 3. Oktober 4 : 4 stündiger Beleuchtungswechsel. Nur am 6. September von 8 Uhr morgens bis 2 Uhr mittags, also 6 Stunden dunkel. Temperatur zwischen 18,4° und 22,3°. (Siehe S. 422.)

den Blüten wahrnehmbar. An trüben regnerischen Tagen blieben sie häufig den ganzen Tag über geschlossen. Schon hieraus geht hervor, wie leicht sie sich den Außenbedingungen anpassen. Die Versuche mit Lampenlicht bestätigten diese Beobachtung.

Auch bei diesem Objekt war es natürlich wesentlich, Knospen unter konstanten Außenbedingungen zur Blüte zu bringen. Es gelang dies weder bei dauernder Dunkelheit, wie es bei Calendula möglich ist, noch bei ununterbrochener Beleuchtung mit Tantallampen. Unter der Bogenlampe dagegen entwickelten sich die Knospen



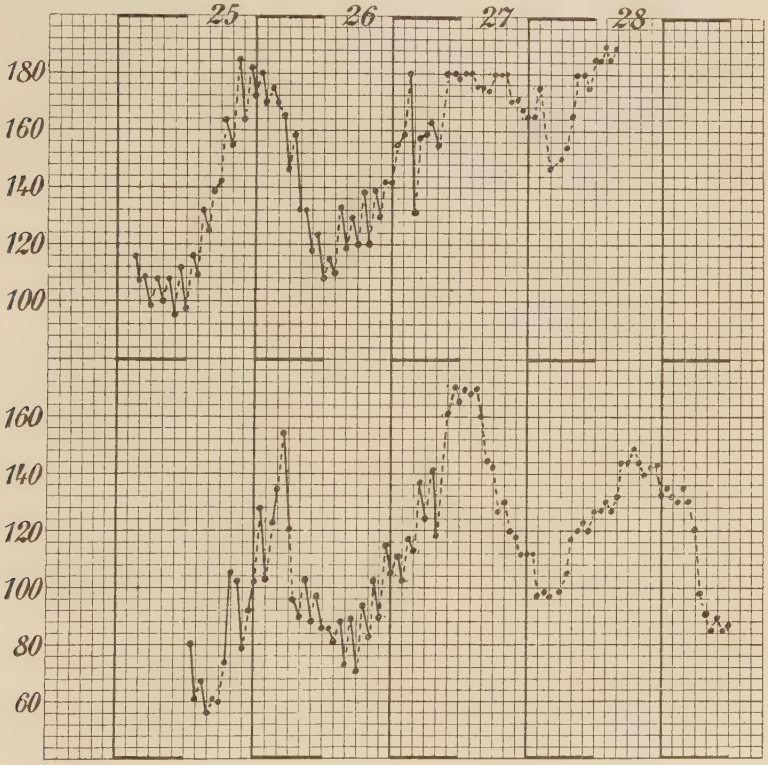
No. 34. Bellis perennis. Seit dem 10. Juni 4 : 4 stündiger Beleuchtungswechsel. Bogenlampe. Temperatur zwischen 18,9° und 21,1°. (Siehe S. 425.)

zwar etwas langsamer als in rhythmischem Beleuchtungswechsel, aber relativ leichter als Calendula. Es hat also das Licht auf diese beiden Pflanzen quantitativ wenigstens einen verschiedenen Einfluß.

Wurden die Pflanzen abwechselnd 6 Stunden beleuchtet und verdunkelt, so verhielten sich die Blumen von Bellis ebenso wie das erste Versuchsobjekt bei gleicher Behandlung. Kurve 32 zeigt das Resultat solch eines Versuches. Blieb die Blume nur in den ersten Tagen unter diesen Bedingungen, später aber im

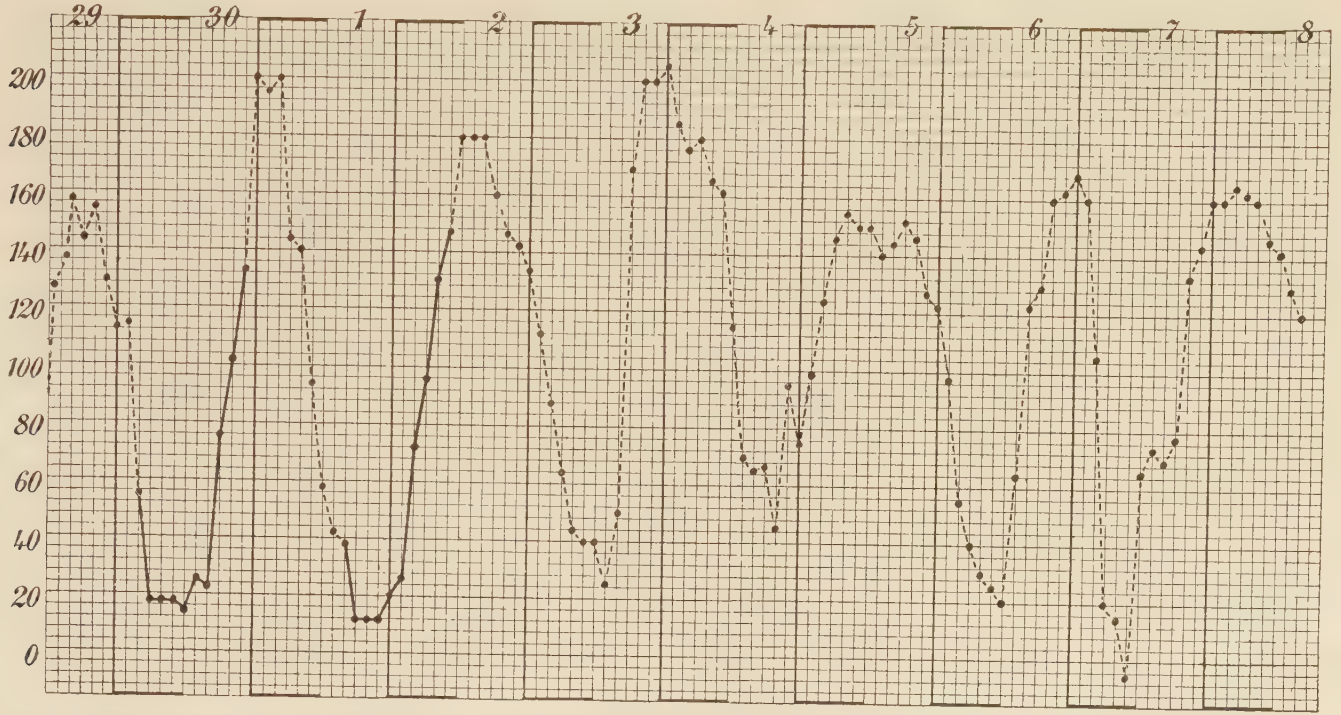
Dauerlicht, dann wurden die Öffnungs- und Schließbewegungen fortgesetzt, jedoch so langsam, daß zu einer Hin- und Rückbewegung mehr als 24 Stunden erforderlich waren.

In einer anderen Versuchsreihe ließ ich die Blüten erst 3 Tage im normalen 12stündigen Rhythmus sich öffnen und schließen. Dann setzte ein 6stündiger Beleuchtungswechsel ein. Die Blumen beschleunigten sofort ihre Bewegungen, so daß sie sich im Einklang mit den Licht- und Dunkelperioden öffneten und schlossen. Eine Nachwirkung der langsameren Bewegungen in den ersten Tagen war nicht zu bemerken.



No. 35 und 36. Bellis perennis. No. 35 seit dem 19. August, No. 36 seit dem 17. August dauernde Belichtung mit der Bogenlampe. No. 35 blühte seit dem 22. August abends, No. 36 ging bei Beginn der Messungen zum ersten Mal auf. Vom 24. 11 Uhr abends bis zum 27. 4 Uhr morgens 1 : 1 stündiger Beleuchtungswechsel. Danach beide Pflanzen dauernd hell. Temperatur zwischen 19° und 23,2°. (Siehe S. 425.)

Bei einem 4stündigen Beleuchtungswechsel waren die Resultate nicht ganz übereinstimmend. Kurve 33 ist nach den Bewegungen einer Pflanze gezeichnet, die vom 29. September bis 3. Oktober unter der Bogenlampe im Dauerlicht stand. Als die Knospe dann aufbrach, wurde abwechselnd 4 Stunden belichtet und verdunkelt.



No. 37. Bellis perennis. Seit dem 23. September im 18 : 18 stündigen Beleuchtungswechsel. Bogenlampe. Die Blume blühte am 27. September abends auf. Vom 2. Oktober 6 Uhr morgens an dauernde Belichtung. Temperatur zwischen 17,8° und 22,6°. (Siehe S. 425.)

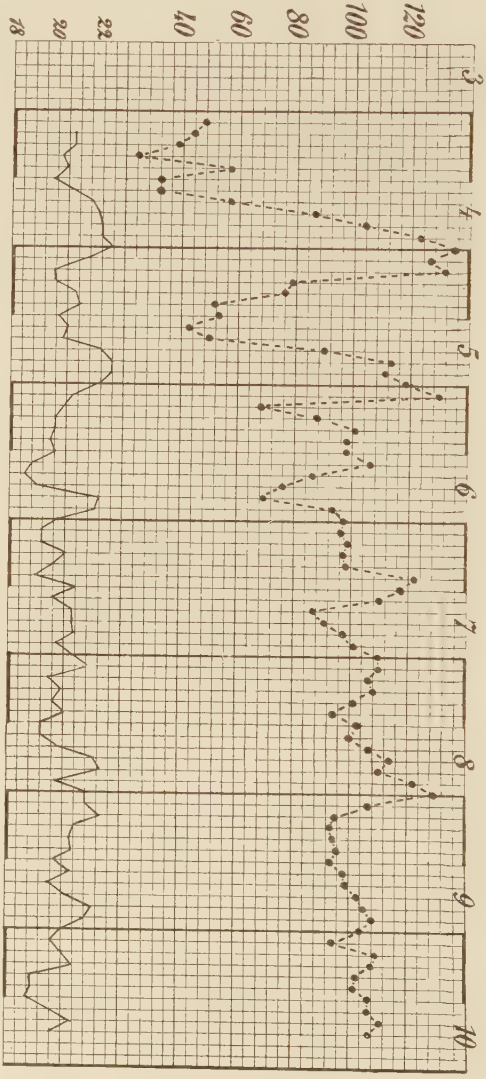
Infolge eines Versehens blieb die Pflanze am 6. Oktober von morgens 8 Uhr bis 2 Uhr nachmittags hell, also 6 Stunden. Die dadurch verursachte Verschiebung des Beleuchtungswechsels um 2 Stunden, hat augenscheinlich auf den weiteren Verlauf der Kurve keinen Einfluß. Die geringere Amplitude der Bewegungen am 7. und 8. Oktober ist wohl auf das Alter der Blüte zurückzuführen. Sie nahm noch mehr ab, bis der Versuch am 10. Oktober abgebrochen wurde. Bei einem anderen Versuch (Kurve 34) war die Pflanze vom 10. Juni an, also schon 6 Tage vor dem Aufblühen nur je 4 Stunden abwechselnd hell und dunkel gestellt. Man sollte annehmen, daß diese Blume ihre Bewegungen leichter als die erste den jeweiligen Beleuchtungsverhältnissen anpaßte, da sich die Pflanze schon längere Zeit an dieselben gewöhnt hatte. Das Resultat widersprach dieser Annahme. Bei Nr. 33 sind große Schwingungen unverkennbar. Daneben kommen jedoch die Reaktionen nach dem Lichtwechsel in jeder vierten Stunde zum Ausdruck. Bei Nr. 34 treten diese Reaktionen dagegen ganz zurück. Es zeigen sich nur die größeren Schwingungen, wovon jede mehr als 24 Stunden beansprucht. Es würde noch zu entscheiden sein, ob hieran die Lichtstimmung der Pflanzen schuld war, die im Juni jedenfalls eine andere ist als im September, wie ich nach anderen Versuchen entnehmen muß — oder ob die Verschiedenheit der Kurven nur durch die individuellen Eigentümlichkeiten der Pflanzen bedingt wurde. Um hierüber Gewißheit zu erlangen, sind gleichzeitig nicht genügend Parallelversuche gemacht.

In wie hohem Maße die Blumen von Bellis empfindlich sind gegenüber einem Lichtwechsel, also einem Übergangsreiz, zeigen die Kurven 35 und 36. Die Pflanzen waren vom 19. resp. 17. August an im Dauerlicht gewesen. Als die Knospe sich öffnete, begann ein 1stündiger Lichtwechsel. Mit wenigen Ausnahmen trat jedesmal die entsprechende Reaktion ein, nach Belichtung Öffnen, nach Verdunkelung Schließen. Daneben kommen wieder die großen Schwingungen zum Ausdruck. Ob die kleinen Zacken beim Ausklingen im Dauerlicht am 27. und 28. August eine Folge der Vorbehandlung im 1 stündigen Rhythmus war, muß ich dahingestellt sein lassen. Es wurden nicht genügend Versuche angestellt, um diese Frage zu entscheiden.

Bei einem 18 : 18 stündigen Beleuchtungswechsel verhält sich Bellis ähnlich wie Calendula. Die Blumen beginnen ihre Öffnungsbewegung stets im Dunkeln (Kurve 37), jedoch werden die Bewegungen langsamer ausgeführt, als es bei Calendula der Fall ist. Alsdann bleiben die Blumen kürzere Zeit geschlossen. Folgt diesem 18 stündigen Rhythmus konstante Belichtung, so werden die Bewegungen fortgesetzt und zwar in einem Tempo, das nur wenig zurückbleibt gegenüber den Schwingungen derjenigen Blumen, die im 6 stündigen Rhythmus vorbehandelt waren und dann im Dauerlicht blieben. Weitere Versuche müssen erst ergeben, ob die Vorbehandlung überhaupt einen bestimmten, ohnehin nur geringen Einfluß auf die folgenden Schwingungen hat.

Zwischen Calendula und Bellis besteht insofern ein großer Unterschied, als bei jener die rhythmischen Bewegungen im Dauerlicht eingestellt werden, während sie bei Bellis fortgesetzt werden. Dabei nimmt die Amplitude derselben nicht allmählich ab. Die Differenz zwischen dem maximalen und minimalen Winkel betrug in einem Fall noch 185°, nachdem die Pflanze 7 Tage im Dauerlicht gestanden hatte. Vorher hatte sie sich einmal im 18 stündigen Rhythmus geöffnet und geschlossen. Aus diesem Verhalten von Bellis ist zu entnehmen, daß die schließende Wirkung des Lichtes auf

diese Blumen auf keinen Fall so ausgesprochen ist wie bei Calendula. Auf das Öffnen von Bellis, wenigstens auf das Aufblühen hat das Licht aber einen größeren Einfluß als bei Calendula. Aus den Versuchen von Oltmanns mit seinen Tuscheprismen



No. 38. Bellis perennis. Seit dem 29. September dauernde Belichtung. Bogenlampe. Messungen mit Beginn der Blüte. Die Temperatur ist in der unteren Kurve angegeben. (Siehe S. 427.)

ging jedoch schon hervor, daß das Licht auch wesentlich ist für das Schließen der Blumen, da die am helleren Ende des Prismas sich früher schlossen als diejenigen am dunkeln.

Für die Beurteilung der Bewegungen im Dauerlicht nach vorangegangenem regelmäßigen Beleuchtungswechsel war es erforderlich, Blumen zu beobachten, die im konstanten Licht erblüht waren und dann dauernd hell oder dauernd dunkel blieben. Diese Versuche stießen jedoch auf Schwierigkeiten. Werden die Blumen durch keinen Lichtreiz in Anspruch genommen, so reagieren sie um so prompter auf jede Temperaturschwankung. Ich nehme jedoch an, daß auch in diesem Fall, also ohne einen äußeren Anstoß rhythmische Bewegungen von der Blume ausgeführt werden. In der Kurve 38 sind noch am 6. Tage nach dem Aufblühen, nachdem die Pflanze 11 Tage im Dauerlicht gestanden hatte, Öffnungs- und Schließbewegungen zu erkennen. Da die Temperatur während dieses Versuches schwankte, ist derselbe nicht ganz einwandfrei. Ich habe die Temperaturkurve daher unter der Bewegungskurve wiedergegeben. Ein völliges Ausklingen der Bewegungen im Licht habe ich bei wiederholten gleichen Versuchen niemals erzielen können.

Noch weniger befriedigend waren die Versuche in dauernder Dunkelheit. Pfeffer beobachtete schon 1875, daß in dauernder Dunkelheit die Bewegungen der Blumen von Bellis, wenngleich mit geringerer Amplitude fortgesetzt werden. Dies bezieht sich jedoch auf Blüten, die vorher dem Wechsel des Tageslichtes ausgesetzt gewesen waren. Bei den von mir angestellten Versuchen sollten die Blumen sich im Dauerlicht öffnen, dann in dauernde Dunkelheit kommen. Leider schwankte die Temperatur in den Tagen, als diese Versuche gemacht wurden, im Freien sehr stark. Es war daher auch in dem Versuchshaus eine annähernd konstante Temperatur nicht zu halten. Es scheint jedoch, als ob die so behandelten Blumen, obgleich sie nur einmaliger Lichtwechsel getroffen hatte, auch rhythmische Bewegungen um einen Öffnungswinkel ausführen, der etwas größer ist, als bei konstantem Licht. Wie viel Zeit die Schwingungen in Anspruch nehmen, wie oft sie wiederholt werden, und ob sie allmählich ausklingen, muß dahingestellt bleiben. Jedenfalls ist die Existenz einer autonomen Bewegungstätigkeit bei Bellis nicht so deutlich wie bei Calendula.

Die wenigen hier besprochenen Versuche sind je ein Beispiel von mehreren, die in gleicher Weise ausgeführt wurden, und deren Resultate im wesentlichen mit den angeführten übereinstimmen. So geeignet wie die Blüten von Bellis wegen ihrer großen Sensibilität für manche Untersuchungen sein mögen, so nahm ich doch gerade aus diesem Grunde von weiteren Versuchen mit dieser Pflanze Abstand, da zu viele Fehlerquellen möglich waren.

Ergebnisse der Versuche mit Bellis perennis und Vergleich mit Calendula.

Bellis perennis ist in der Natur in den Zeiten des Öffnens und Schließens der Blumen abhängig von dem Standort und den jeweiligen Witterungsverhältnissen.

In dauernder Dunkelheit oder schwachem Dauerlicht (Tantallampen) blühen die Knospen von Bellis nicht auf.

In konstanter, intensiver Belichtung (Bogenlampe) blühen die Blumen auf und führen einige Tage periodische, etwa tagesrhythmische Bewegungen mit allmählich nachlassender

Amplitude aus (Kurve 38). Es konnte nicht bestimmt werden, inwieweit diese Bewegungen durch geringe Temperaturschwankungen beeinflußt werden.

Bei einem 6:6stündigen Beleuchtungswechsel öffnen sich die Blumen jedesmal nach Belichtung und schließen sich nach Verdunkelung wie Calendula (Kurve 32).

Bei einem 4:4 und 1:1stündigen Beleuchtungswechsel treten die aitionastischen Reaktionen deutlich hervor, daneben aber große, etwa tagesperiodische Schwingungen wie bei Calendula im 4:4stündigen Rhythmus (Kurve 33, 34, 35, 36).

Im 18:18stündigen Beleuchtungswechsel werden die Bewegungen entsprechend langsamer ausgeführt, wie es auch bei Calendula der Fall ist (Kurve 37).

Nach rhythmischer Beleuchtung im Dauerlicht öffnen und schließen sich die Blumen in einem Tempo, das unabhängig ist von der vorhergegangenen Behandlung. Jede Schwingung erfordert etwas mehr als 24 Stunden. Calendula öffnet sich unter den gleichen Bedingungen nur wenig und führt keine periodischen Bewegungen aus.

Eine autonome Bewegungstätigkeit tritt bei Bellis nicht deutlich hervor, scheint jedoch ebenso wie bei Calendula zu existieren, wie sich aus dem Vorhandensein der großen Schwingungen im 4:4- und 1:1 stündigen Beleuchtungswechsel und im Dauerlicht schließen läßt.

Die Übergangsreaktionen sind bei Bellis in geringerem Maße als bei Calendula abhängig von der autonomen Bewegungstätigkeit und der Lichtstimmung der Pflanze.

Langanhaltende Belichtung hat bei Bellis ebenfalls eine schließende Wirkung, die aber weit geringer ist, als bei Calendula.

IV. Allgemeines.

1. Die autonomen Bewegungen und Nachschwingungen.

Der Begriff der autonomen Bewegung ist von Sachs aufgestellt, aber erst von Pfeffer genauer definiert (31, **2**, 379) worden: »Autonome Bewegungen nennen wir alle Bewegungsvorgänge, die bei völliger Konstanz der Außenbedingungen durch die Eigentätigkeit des Organismus vollbracht werden. Somit ist

die ganze automorphotische Entwicklung eine autogene Bewegung.« Diese Definition umfaßt, wie Pfeffer selbst angibt, sehr verschiedenartige Vorgänge, und es können in einzelnen Fällen sogar Zweifel bestehen, ob wir es mit einer autonomen oder aitiogenen Erscheinung zu tun haben. So kann man z. B. die Nachwirkungen aitiogener Reaktionen als autonom im weitesten Sinne bezeichnen, da sie nicht direkt durch Reizanstöße von außen eingeleitet werden, sondern von der Eigentätigkeit des Organismus in erster Linie abhängen. Umgekehrt ist jedenfalls manche Reaktion, die wir als autonom bezeichnen, aitiogenen Ursprungs, nur liegen zu komplizierte Fälle vor, so daß die Kausalbeziehungen der Außenfaktoren zu den Bewegungen dem Beobachter entgehen. Auch mag der Anstoß zu manchen Reaktionen viel früher zu suchen sein, als wir es nach unseren heutigen Kenntnissen tun.

Pfeffer hat die Nachwirkungen aitiogener Reizerscheinungen nicht zu den autonomen Bewegungen gerechnet, wie aus seinen Worten (32, **2**, 390) hervorgeht: »Jedoch ist zu beachten, daß die Nachwirkungen einer aitiogenen Reaktion eine gewisse Zeit fortdauern können, und daß es in gewissen Fällen schwer ist, zu unterscheiden, ob eine aitiogene oder autogene Bewegung vorliegt. Greifen beide zusammen, wie es unter normalen Vegetationsbedingungen die Regel ist, so wird natürlich eine resultierende Bewegung erzielt, in der je nach Umständen die autogene oder die aitiogene Tätigkeit in den Vordergrund tritt.« Der Definition im Sinne Pfeffers folgend habe ich die Bewegungen, die von den Blumen von Calendula arvensis in dauernder Dunkelheit ausgeführt werden als autonome Bewegungen bezeichnet.

In seinen »Periodischen Bewegungen der Blattorgane« 1875 hat schon Pfeffer den autonomen Bewegungen der Blätter besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Er konnte sie jedoch nur an Gelenkblättern feststellen. Erst in seiner Arbeit 1907 (33) beobachtete derselbe Forscher mit Hilfe der verfeinerten Methode autonome Bewegungen auch an nutierenden Blättern.

Müssen wir nun auf Grund der bisherigen Untersuchungen annehmen, daß es sich dabei bei Blättern und Blüten um gleichartige Vorgänge handelt? Zuerst will ich die autonomen Be-

wegungen der Laubblätter, wie sie sich nach den Kurven in Pfeffers Arbeit 1907 zeigen, etwas eingehender besprechen.

Die autonome Bewegungstätigkeit der Laubblätter ist bei den verschiedenen Pflanzen verschieden ausgebildet. Bei Mimosa Speggazzini sind zu einem Hin- und Rückgang 6—12 Stunden, bei Phaseolus 3—6 Stunden erforderlich. Bei anderen Pflanzen wird ein noch schnelleres Tempo eingehalten. Trotz der relativ kurzen Zeiträume führen die Bewegungen zu ansehnlichen Ausschlägen.

Stellt man diese Angaben den Beobachtungen bei Calendula, soweit sie sich auf die autonomen Bewegungen in dauernder Dunkelheit beziehen, gegenüber, so zeigt sich ein wesentlicher Unterschied (Kurve 3 und 4). Calendula braucht von dem Augenblick, wo sie ihren maximalen Öffnungswinkel erreicht hat bis zu dem Zeitpunkt, wo sie das nächste Mal in dieser Phase ist, wenigstens 24 Stunden. Dabei werden die Bewegungen an sich langsamer ausgeführt, als im Wechsel der Tagesperioden. Vor allem wird der Zeitraum, in dem die Blume ganz geschlossen ist, sehr verkürzt. — Die autonomen Bewegungen von Calendula verhalten sich gegenüber den aitiogenen Reaktionen im Tageswechsel sowohl in ihrem Ausmaß als auch in ihrem Tempo ganz anders, als es bei den oben erwähnten Blättern der Fall ist.

Es liegt natürlich nahe, anzunehmen, daß dieser Unterschied nur durch den andern Bewegungsmechanismus bedingt ist. Um diesem Einwurf vorzubeugen, will ich auch noch die autonomen Nutationsbewegungen von Laubblättern zu einem Vergleich mit Calendula heranziehen.

Pfeffer sagt (33, S. 388) mit Bezug auf Impatiens parviflora: »Nach dem Übertragen in kontinuierliche Beleuchtung wurde ein Nachschwingen der Tagesperiode nur während 2—3 Tagen beobachtet, dann waren nur noch Oscillationen in einem kürzeren, unregelmäßigen Rhythmus zu bemerken, die in einigen Versuchen nur eine geringere, in andern eine ziemlich ansehnliche Amplitude besassen (Fig. 32 am 5. Juni und 6. Juni) . . . . . Die Kurve Fig. 32 zeigt ferner, daß nach Einführung eines 12 : 12stündigen Beleuchtungswechsels sogleich, und zwar mit Unterdrückung der autonomen Oscillationen, eine tages-

periodische Bewegungstätigkeit zustande kommt.« Nach diesen Worten zu urteilen sind die »unregelmäßigen Oscillationen«, die bei längerem Verweilen in konstantem Licht auftraten, vom Verfasser als autonome Bewegungen bezeichnet. Ähnlich soll sich auch Siegesbeckia flexuosa verhalten.

Durch einen Vergleich der Dunkelkurve von Calendula (No. 3) und der Kurve 32 von Impatiens bei Pfeffer (33, S. 389) kann man sich überzeugen, daß die autonomen Bewegungen dieser beiden Pflanzen trotz der gleichen Bewegungsmechanik einen sehr verschiedenen Charakter tragen. Die bedeutenden und langsam ausgeführten Schwingungen von Calendula kann man nicht als unregelmäßige Oscillationen bezeichnen, wie es Pfeffer bei den autonomen Bewegungen von Impatiens tut. — Immerhin ist es möglich, daß dieser Unterschied nur quantitativer Natur ist, und daß es auch Blätter gibt, deren autonome Bewegungen denselben Charakter tragen wie bei Calendula, oder Blüten, die sich so verhalten wie die Blätter von Impatiens und Siegesbeckia. Schon bei den Blumen von Bellis kommen die autonomen Bewegungen viel weniger deutlich zum Ausdruck als bei Calendula. Sie zeigen vielmehr ein Verhalten, das dem der Laubblätter ähnlich ist. Denn Blumen, die in dauerndem Licht aufgeblüht waren und weiter unter diesen Bedingungen blieben (Kurve 38), führten anfänglich ziemlich regelmäßige, tagesrhythmische Bewegungen aus, deren Amplitude mit der Zeit abnahm und unregelmäßig wurde. Anders verhielten sich solche Blumen nach rhythmischem Beleuchtungswechsel in konstanter Beleuchtung (Kurve 37). Dann wurden Schwingungen von größerem Ausmaß ausgeführt, die zu einem Hin- und Rückgang 30—33 Stunden beanspruchten. In einem beobachteten Fall hatten diese Bewegungen in ihrer Amplitude nach 7 Tagen noch nicht nachgelassen. Entsprechende Versuche, die freilich nicht ganz so lange durchgeführt waren, ließen ebenfalls nirgends ein Ausklingen vermuten.

Man könnte nun diese Bewegungen nach rhythmischem Beleuchtungswechsel als Nachschwingungen im Pfefferschen Sinne auffassen. Dagegen spricht jedoch, daß die Amplitude mit der Zeit nicht abnimmt, wodurch doch gerade die Nachschwingungen charakterisiert werden. Da ich weiter unten noch

einmal auf diese Bewegungen von Bellis zurückkomme, will ich hier nicht weiter darauf eingehen.

Überblickt man das Resultat des Vergleiches von den autonomen Bewegungen der Laubblätter und Blumen, so zeigt sich, daß dieselben quantitativ wenigstens in hohem Maße verschieden sind.

Ich möchte nun noch auf einen Punkt aufmerksam machen, der es mir wahrscheinlich macht, daß es sich dabei auch um qualitativ verschiedene Vorgänge handelt. Das Aufblühen einer Knospe ist ein autonomer Entwicklungsvorgang, der bei Blüten, die sich nur einmal öffnen — ich nehme als Beispiel Centaurea cyanus — fortschreitet, bis die Blume verblüht. Es sind mir keine Angaben darüber bekannt, ob kleinere autonome Oscillationen auch bei diesen Blüten auftreten. Bei Blumen, die sich wiederholt öffnen, wird die Öffnungsbewegung durch Schließbewegungen periodisch unterbrochen. Die beiden Vorgänge wechseln miteinander ab und heben sich teilweise in ihrer Wirkung gegenseitig auf. Solche Erscheinungen sind bei tropistischen Krümmungen als Gegenreaktionen bekannt. Es ist daher nicht ganz unberechtigt, wenn ich bei den wiederholt sich öffnenden Blüten ähnliche Vorgänge annehme. Es ist kein Beweis gegen die Existenz solcher Gegenreaktionen, daß sie bei den nur einmal sich öffnenden Blüten nicht eintreten. Es sind ja nicht alle Pflanzen gleich organisiert. Ich vermute, daß durch die erste, autonome Aufblühbewegung eine Gegenreaktion eingeleitet wird, die allmählich anwächst, wodurch die entgegengesetzte Reaktion, also die Schließbewegung zustande kommt. Diese Annahme würde bedeuten, daß die beiden Bewegungen genetisch irgendwie verkettet sind. Wie dies zu denken wäre, dafür liegen freilich noch wenig Anhaltspunkte vor. Es ist wahrscheinlich, daß die durch die Aufblühbewegung eingeleitete Gegenreaktion erst allmählich ihre maximale Intensität erlangt, um dann langsam wieder auszuklingen, je mehr sich die Blüte schließt. Ob die nun folgende zweite Öffnungsbewegung als Fortsetzung der Aufblühbewegung, die eine zeitlang unterdrückt wurde, oder als Gegenreaktion der Schließbewegung anzusehen ist, muß dahingestellt bleiben. Das Resultat dieser Vorgänge sind rhythmische Öffnungs- und Schließbewegungen, die etwas

langsamer ausgeführt werden und nicht das Ausmaß erreichen, wie bei periodischem Beleuchtungswechsel.

Durch welche Glieder der Reizkette das langsame Tempo der autonomen Bewegungen bedingt ist, weiß ich nicht. Schon Pfeffer macht darauf aufmerksam, (33 S. 423), daß der Grund hierfür nicht im letzten Glied zu suchen ist, da die Pflanzen motorisch zu größeren Leistungen befähigt sind. Entweder müssen wir die Ursache hiervon in den früheren Gliedern der Reizkette suchen, oder es macht sich in dem trägen Tempo schon der Einfluß der Gegenreaktion geltend. Es ist ungewiß, wo dieselbe eingreift, ebenso durch welches Glied der Kette sie hervorgerufen wird. Wäre es erst durch das letzte Glied, also durch die Bewegung beim Öffnen der Blume, so wäre es leicht begreiflich, warum gerade an den Umkehrpunkten ein dazwischen tretender aitiogener Reiz eine Reaktion auszulösen vermag. Die Aufblühbewegung erreicht schnell ihre größte Intensität, die dann wieder abnimmt, wenn die Blume fast geöffnet ist. Die durch sie ausgelöste Gegenreaktion wird daher an Intensität noch zunehmen, wenn die Reaktion schon abnimmt. Es wird ein Zeitpunkt kommen, wo beide Vorgänge sich das Gleichgewicht halten. Kommt in diesem Augenblick ein aitiogener Reiz hinzu, so wird er den Ausschlag geben über die Richtung der Bewegung. Ist diese im Sinne der ersten Reaktion, so wird die Bewegung in dieser Richtung noch solange fortgesetzt werden, bis die Gegenreaktion durch ihr Anwachsen wiederum zuerst einen Gleichgewichtszustand hergestellt hat, der dann natürlich in eine Schließbewegung übergeht (Kurve 19). Hat die Gegenreaktion schon eine hohe Intensität erreicht, wenn der aitiogene Reiz einsetzt (Kurve 22), so wird sie durch diesen nicht mehr beeinflußt werden. Je mehr sie dagegen wieder ausklingt, desto eher wird jener zu einer Reaktion führen (Kurve 21). Hat die Blume ihre maximale Öffnung erreicht, oder ist sie geschlossen, dann sind für den aitiogenen Reiz die günstigsten Bedingungen geschaffen.

Die Versuchsergebnisse widersprechen einer derartigen Deutung nicht. Dennoch sollen diese Ausführungen nur eine Hypothese sein und ein Versuch, die Erscheinungen bei den Schlafbewegungen von Calendula einem Gesetz unterzuordnen.

Sollten diese Ausführungen durch weitere Untersuchungen eine Stütze finden, so würde sich ein Unterschied der autonomen Bewegungen der Blätter und Blüten schon allein daraus ergeben, daß bei diesen die Bewegungen durch den Aufblühvorgang eingeleitet werden, der bei jenen wegfällt.

2. Licht und Dunkelheit.

Die Untersuchungen der letzten Jahre über den Einfluß des Lichtes auf die tropistischen Krümmungen haben so viel Neues und Interessantes ergeben — ich erinnere nur an die Arbeiten von Blaauw 1909, Fröschel 1909 und Pringsheim 1909, — daß es nahe liegt, zu prüfen, ob die gleichen Gesetze auch für die nastischen Bewegungen Gültigkeit haben. Wenn ich das nicht tue, und mich darauf beschränke, nur wenige Beobachtungen betreffend den Einfluß des Lichtes herauszugreifen, so geschieht dies erstens, weil die nastischen Bewegungen noch lange nicht genügend untersucht worden sind, und zweitens weil durch die autonomen Bewegungen ein Faktor hinzu kommt, der noch viel zu unbekannt ist, als daß sein Einfluß immer genau von der Wirkung des Lichtes zu trennen wäre.

Bei den tropistischen Krümmungen ist das Licht erstens bestimmend für die Stimmung der Pflanze und zweitens durch den von ihm ausgehenden Reiz die Veranlassung zu Bewegungen. Ebenso lassen sich auch bei den nastischen Bewegungen diese zwei Lichtwirkungen trennen.

Der erste Punkt, die wechselnde Stimmung ist in früheren Arbeiten über die periodischen Bewegungen wiederholt hervorgehoben worden. Bei Pfeffer, Oltmanns und Jost finden sich Angaben, daß die Tageszeit, in der die Blüten von einem Licht- oder Temperaturreiz getroffen werden, für den Erfolg nicht gleichgültig ist. Es finden sich jedoch auch Bemerkungen und Versuchsangaben, aus denen hervorgeht, daß nicht die Tageszeit, sondern die Vorbehandlung das Ausschlaggebende bei dieser Erscheinung ist. Die wenigen Anhaltspunkte betreffend den Einfluß des Lichtes auf die Stimmung der Blumen, die meine Versuche ergeben haben, will ich hier noch einmal kurz zusammenfassen.

Es hat sich gezeigt, daß nach lang anhaltender Lichtwirkung schon eine kurze Verdunkelung genügt (1 Stunde), um die

Stimmung der Pflanze so zu verändern, daß bei Wiederbelichtung eine ausgiebige Reaktion erfolgt (Kurve 23, 24 und 25). Bei kurzer Vorbelichtung und 2 stündiger Verdunkelung erfolgt nach Wiederbelichtung keine Reaktion (2 : 2 stünd. Beleuchtungswechsel. Kurve 13). Wird hingegen nach einer Vorbelichtung, die kürzer ist, als im Tageswechsel, eine längere Dunkelperiode eingeschoben, so reagiert die Blume bei Wiederbelichtung durch eine Öffnungsbewegung (6 : 6 stünd. Beleuchtungswechsel. Kurve 10). Demnach sind die Reaktionen nach Beleuchtungswechsel mit bedingt durch die relative Dauer der vorangegangenen Licht- und Dunkelperioden. Die Tageszeit kann scheinbar maßgebend sein für die Reaktionen, nämlich dann, wenn die Beobachtungen nicht lange genug durchgeführt wurden und frühere Einflüsse sich noch geltend machten. Die Versuche von Pringsheim (1909) liefern einen Beweis für die Abhängigkeit der tropistischen Krümmungen von der heliotropischen Stimmung. Seine Befunde über die Geschwindigkeit des Stimmungswechsels und die Abhängigkeit der Reaktion von der Stimmungshöhe lassen sich nach meiner Meinung jedoch nicht in Einklang bringen mit den Resultaten meiner Versuche. Ich möchte aber betonen, daß die von mir angestellten Versuche nicht genügen, um unzweideutige Beweise zu erbringen.

Was den zweiten Punkt anbetrifft, nämlich die durch das Licht ausgelösten Reaktionen, so finden sich zahlreichere Belege in meinen Beobachtungen.

Früher war die Anschauung vertreten worden, daß die Zunahme des Lichtes für das Öffnen der Blüten, die Abnahme für das Schließen derselben verantwortlich zu machen sei. Zuerst wies Oltmanns 1895 darauf hin, daß das Licht auch eine Schließbewegung bei den Blüten induziert. 1906 sprach Bose die Vermutung aus, daß bei Mimosa der Übergang zur Schlafstellung auf eine Wirkung des dauernden Lichtes zurückgeführt werden müsse, da die entsprechende Bewegung beginnt, ehe das Tageslicht abnimmt. Dieselbe Überzeugung gewann Pfeffer (1907) auf Grund seiner Versuche wenigstens in bezug auf einige Laubblätter. Diese Beobachtungen scheinen im Widerspruch zu stehen mit der bekannten Tatsache, daß Lichtzunahme schlechthin eine Öffnungsbewegung, Lichtabnahme eine Schließbewegung be-

dingt. Aus den Versuchen mit Calendula ist hervorgegangen, daß wir es auch bei den Blüten mit zwei verschiedenen, durch das Licht ausgelösten Bewegungen zu tun haben. Ich habe sie als Übergangs- und Folgereaktion bezeichnet. Durch die erste öffnet sich die Blume, durch die zweite Reaktion schließt sie sich. Im normalen Tageswechsel kombiniert sich diese zweite Reaktion mit der durch die Lichtabnahme ausgelösten Schließbewegung. Ob auch eine durch die Dunkelheit ausgelöste Folgereaktion angenommen werden muß, oder ob bei anhaltender Dunkelheit sich die Blume in einem Zustand befindet, in dem sie von keinem aitiogenen Bewegungsreiz getroffen wird, war nicht zu entscheiden. Die autonomen Bewegungen, die bei längerer Einwirkung der Dunkelheit sich geltend machen, lassen annehmen, daß der Mangel an Licht für diese Blumen kein oder nur ein sehr unbedeutender Reiz ist.

Was nun den zu der Folgereaktion führenden Perzeptionsvorgang anbetrifft, so muß er schon bei einer relativ kurzen Dauer der Lichtwirkung stattfinden. Ein Vergleich der Kurven Nr. 3 und Nr. 31 ist ein Beleg für diese Annahme. Nr. 3 war dauernd verdunkelt, bei Nr. 31 wechselten eine 22 stündige Dunkelperiode mit einer 2 stündigen Lichtperiode. Trotz der sehr verkürzten Belichtungszeit macht sich die schließende Wirkung des Lichtes doch schon bemerkbar. Die Blume beginnt langsamer als in dauernder Dunkelheit nach Beendigung der Schließbewegung wieder die nächste Öffnungsbewegung.

Der Perzeptionsvorgang dieser zweiten Reaktion muß unabhängig sein wenigstens von den letzten Gliedern der Reizkette, die zur Übergangsreaktion führen. Es kommt nämlich die Folgereaktion zur Geltung, auch ohne daß nach dem Beginn der Belichtung eine Übergangsreaktion zum Ausdruck gekommen wäre (Kurve 22). Es ist natürlich möglich, daß die Erregung einer solchen vorhanden war. Etwas Bestimmtes über das Verhältnis der beiden Reizketten zueinander konnte ich bisher jedoch nicht ermitteln. Bei den heliotropischen Krümmungen ist durch die Arbeit von Blaauw 1909 eine Erscheinung bekannt geworden, die anscheinend eine große Ähnlichkeit hat mit der doppelten Wirkung des Lichtes bei den nastischen Bewegungen von Calendula. Blaauw sagt S. 316 seiner Arbeit: »Eine gewisse Lichtmenge

verursacht eine positive Wirkung, die mit der Lichtmenge zunimmt. Mit der Vergrößerung der Energiemenge beginnt dann aber eine negative Wirkung aufzutreten, die schneller zunimmt als die positive und die auf die positive Reaktion als ein »limiting faktor« wirkt und dieselbe schließlich ganz unterdrückt«. Setzen wir an Stelle von positiver Reaktion Öffnungsbewegung und negativer Reaktion Schließbewegung, so decken sich diese Worte mit den Erscheinungen bei den nyctinastischen Bewegungen von Calendula. Die bisherigen Versuche genügen nicht, um beurteilen zu können, ob die doppelte Wirkung des Lichtes sich tatsächlich auf dieselben Gesetze zurückführen läßt wie die positiven und negativen Reaktionen bei den tropistischen Krümmungen. Ohne Zweifel bestehen Unterschiede, denn erstens macht Blaauw darauf aufmerksam, daß die negative Reaktion keine Nachwirkungen zeigt, wenn die Pflanze ins Dunkle kommt. Im Gegenteil, die negativen Reaktionen werden unter diesen Umständen bald rückgängig gemacht. Bei Calendula dagegen zeigt sich die schließende Wirkung des Lichtes noch mehrere Stunden nachdem die Pflanze ins Dunkle gekommen ist. Der zweite Unterschied besteht darin, daß der negative Heliotropismus den positiven erst überwindet, wenn mehr als eine bestimmte Energiemenge der Pflanze zugeführt wird. Bei Calendula dagegen hat sich die durch Licht induzierte Schließbewegung in allen Fällen gezeigt. Es ist natürlich möglich, daß die Energiemenge, die nur eine positive Reaktion auslöst, in allen Fällen überschritten wurde. Die autonomen Bewegungen greifen bei den Versuchen zu störend ein, als daß sich bisher etwas Sicheres hätte ermitteln lassen. Ein Kampf zwischen schließender und öffnender Lichtwirkung entsprechend dem Kampf zwischen negativer und positiver Krümmung scheint auch bei den nastischen Bewegungen zu bestehen. Im 6 : 6 stündigen Beleuchtungswechsel (Kurve 10) ist von einer schließenden Wirkung des Lichtes nichts wahrnehmbar. Sie muß aber schon vorhanden sein, denn sie zeigt sich bereits nach einer 2 stündigen Lichtwirkung (Kurve 31). Es ist aber nicht anzunehmen, daß die Reizkette der Folgereaktion so lang ist, daß diese erst nach mehr als 6 Stunden sich zeigt, denn in Kurve 22, wo die Pflanze von abends 9 Uhr an belichtet wurde, als die Schließbewegung

im Dunkeln halb beendet war, öffnet sich die Blume im Licht nicht wieder. Die schließende Wirkung des Lichtes zeigt sich hier durch Verhinderung der Öffnungsbewegung schon sehr bald. Ich glaube daher, daß die zur Folgereaktion führenden Vorgänge schon bald nach Belichtung in der Pflanze anfangen zu wirken und sich zeigen, indem die Öffnungsbewegung allmählich langsamer wird. Hat die Blume ihre maximale Öffnung erreicht, so ist öffnende und schließende Tendenz gleich stark in ihr. Tritt in diesem Augenblick durch Verdunkelung noch ein zweiter schließender Reiz hinzu, so reagiert die Blume besonders kräftig (Kurve 8, 9, 10). — In gewissem Sinne hat also wohl Bose recht, wenn er den Übergang zur Schlafstellung bei Mimosa als »the cumulative responsive effect of the days illumination« ansieht.

Ich muß aber noch einmal betonen, daß die Übergangs- und Folgereaktion nicht unter allen Bedingungen zum Ausdruck zu kommen braucht, da Stimmung und autonome Tätigkeit auch maßgebend sind für die Bewegungen. Es widerspricht daher den obigen Annahmen nicht, wenn bei einem 2 : 2 stündigen Beleuchtungswechsel (Kurve 13) die Bewegungen beinahe ebenso ausgeführt werden, wie von Blumen in dauernder Dunkelheit (Kurve 3, 4).

Aus verschiedenen Kurven scheint hervorzugehen, daß die schließende Wirkung des Lichtes um so länger bemerkbar ist, je länger die Lichtperiode gewesen war. Die in dieser Richtung angestellten Versuche sind jedoch zu wenig zahlreich, um diese Frage diskutieren zu können.

Die bisherigen Erörterungen bezogen sich nur auf Calendula. Ich möchte noch kurz darauf eingehen, in welcher Hinsicht Bellis abweicht. Calendula blüht im Dauerlicht nur langsam und unvollständig auf und macht dann keine regelmäßigen periodischen Bewegungen. Bellis blüht auf, öffnet und schließt sich dann einige Tage regelmäßig mit allmählich nachlassender Amplitude der Schwingungen (Kurve 38). Nach rhythmischer Beleuchtung im Dauerlicht öffnet sich Calendula ebenfalls nur wenig, während Bellis sehr ansehnliche Schwingungen ausführt, die auch nach 7 Beobachtungstagen kein Nachlassen der Amplitude erkennen ließen (Kurve 37). Die schließende Wirkung des Lichtes ist demnach bei Calendula weit ausgesprochener als bei Bellis. Dennoch glaube ich, daß sie auch bei dieser Blume existiert.

Die Bewegungen der Blüten von Bellis, die in dauerndem Licht aufgeblüht sind und weiter unter diesen Bedingungen bleiben, sind entweder aufzufassen als Nachwirkungen der Tagesperioden, denen die Knospe ausgesetzt war, — oder die Blumen von Bellis führen ebenfalls autonome, ungefähr tagesrhythmische Bewegungen aus, die nur in geringerem Maße als bei Calendula vom dauernden Licht unterdrückt werden. Die ansehnlichen Schwingungen der Blumen nach rhythmischer Beleuchtung im Dauerlicht (Kurve 37) sprechen nach meiner Ansicht mehr für die letzte Annahme. Denn diese Bewegungen tragen nicht den Charakter von Nachschwingungen, nämlich das Nachlassen der Amplitude. Es sei denn, daß 7 Beobachtungstage nicht genügten, um solch ein Nachlassen zu zeigen. — Die Annahme der autonomen Bewegungstätigkeit würde freilich eine Hülfshypothese erfordern. Es müßte nämlich die Wirkung dauernder Belichtung bei diesen Blumen intensiver sein, wenn sie schon beim Aufblühen diesem Einfluß ausgesetzt waren, als wenn die konstante Belichtung erst einige Zeit nach dem Aufblühen beginnt. Nur mit Hilfe dieser Annahme ließe es sich verstehen, warum bei Blumen, die im Dauerlicht aufgeblüht sind, die Bewegungen allmählich unterdrückt werden, während sie nach anfänglich wechselnder Beleuchtung in ihrer Amplitude nicht nachlassen. Diese Hypothese hat aber einige Wahrscheinlichkeit, da die Knospen von Bellis bei dauerndem Tantallicht nicht aufblühten. Waren sie jedoch schon offen, so war sogar ein 1stündiger Bewegungsrhythmus bei 1stündigem Wechsel von Tantallicht und Dunkelheit zu erzielen. Dieselbe Lichtintensität, die für die erste Öffnungsbewegung nicht genügte, war vollständig ausreichend, um die folgenden zu bewirken. Das Aufblühen ist also bei Bellis vom Licht in anderer Weise abhängig, als die späteren Bewegungen[1]). Auch wegen der Analogie mit Calendula neige ich der Ansicht zu, daß bei Bellis autonome, ungefähr tagesrhythmische Bewegungen existieren, die aber durch dauernde Belichtung nicht in dem

[1]) Diese Beobachtung legt den Gedanken nahe, daß auch bei Calendula das erste Aufblühen von den späteren Öffnungsbewegungen in ähnlicher, wenn auch schwerer wahrnehmbarer Weise verschieden ist. Dann wären die letzteren natürlich nicht einfach als Fortsetzung der Aufblühbewegung aufzufassen, wie das oben (S. 439) angedeutet wurde, sondern als andersartige Vorgänge.

Maße unterdrückt werden, als bei Calendula. Auch andere Versuche sprechen dafür, daß der schließende Reiz des Lichtes bei Bellis geringer ist.

Der durch Dunkelheit ausgeübte Reiz ist dagegen bei Bellis größer als bei Calendula. Diese Blume blüht leicht im Dunkeln auf und führt unter diesen Bedingungen die autonomen Bewegungen aus. Dasselbe geschieht nach periodischem Beleuchtungswechsel. Anders fallen die gleichen Versuche bei Bellis aus. Die Knospen dieser Pflanze blühen in dauernder Dunkelheit überhaupt nicht auf. Sogar das Licht von 2 Tantallampen genügt hierzu noch nicht. Da aber in diesem Fall die Pflanzen sehr gut gedeihen, so geht daraus hervor, daß das mangelnde Licht das Aufbrechen der Knospen hemmt und nicht das Allgemeinbefinden der Pflanze die Knospen ungünstig beeinflußt. Ein weiterer Beweis für den eingreifenden Einfluß der Dunkelheit auf die Blumen von Bellis liegt in der Tatsache, daß die Bewegungen nach rhythmischer Beleuchtung in dauernder Dunkelheit sehr schnell unregelmäßig werden oder ganz aufhören, während sie in dauerndem Licht lange fortgesetzt werden.

Es ist wohl möglich, daß zu einer andern Jahreszeit unter abweichenden Bedingungen die Resultate von Versuchen nicht ganz übereinstimmen würden mit den angeführten. Es ist ja z. B. bekannt, daß die Blumen von Bellis sich im Winter unter einer Schneedecke öffnen. Damit ist die Annahme, daß Dunkelheit ein starker Reiz für die Bellis-Blume ist, aber nicht widerlegt, sondern nur ein Beweis geliefert, daß auch bei dieser Pflanze die Stimmung ausschlaggebend ist für die Reaktionen. Im ganzen scheint jedoch Bellis sich leichter durch äußere Faktoren beeinflussen zu lassen als Calendula.

Das hauptsächlichste Resultat obiger Betrachtungen ist, daß dauerndes Licht und dauernde Dunkelheit einen eingreifenden Einfluß auf die Blüten haben können. Daher ist das Ausbleiben von Bewegungnn bei Konstanz der Außenbedingungen, wie es bei Calendula in konstantem Licht der Fall ist, kein Beweis dafür, daß das betreffende Organ keine autonomen Reizanstöße erfährt, sondern nur, daß diese Anstöße nicht stark genug sind, um zu einer Reaktion zu führen.

3. Das Zustandekommen der Schlafbewegungen.

Die Frage nach dem Zustandekommen der Schlafbewegungen hat, wie aus dem historischen Teil ersichtlich ist, die verschiedenartigsten Antworten erfahren. Viele Autoren hielten die Fähigkeit der Pflanze, die Schlafbewegungen im Tagesrhythmus auszuführen, für eine erblich überkommene Eigenschaft. Andere sahen ausschließlich im Lichtwechsel, noch andere in der Temperaturveränderung die alleinige Ursache oder die Regulatoren der Bewegungen. Viele, besonders die älteren Autoren operierten bei der Diskussion dieser Frage mit nicht ganz klaren Begriffen. — Seit die exakte Forschung sich Bahn gebrochen hat, sind hauptsächlich 3 verschiedene Anschauungen vertreten worden.

Ch. und F. Darwin erklärten sich das Zustandekommen der Schlafbewegungen durch eine Regulation der autonomen Zirkumnutationen durch die Außenfaktoren. F. Darwin gelang es gemeinschaftlich mit F. M. Pertz durch intermittierende helio- und geotropische Reizung von $^1/_2$ oder $^1/_4$ Stunde Intermittenz bei folgender Konstanz der Außenbedingungen in einigen Fällen Bewegungen zu erzielen, die 1 oder 2 mal das Tempo des induzierten Rhythmus inne hielten. Sie sahen diese Bewegungen nicht als Nachschwingungen an, sondern als modifizierte Zirkumnutationen, deren Tempo durch die Vorbehandlung von der Pflanze erlernt ist. Auch der Schlaf der Blüten und Blätter soll in diesem Sinne erklärt werden.

Pfeffer glaubte, daß die Schlafbewegungen ausschließlich durch die photo- und thermonastischen Reaktionen hervorgerufen werden, während Semon in der Fähigkeit der Pflanze, die Schlafbewegungen im Tagesrhythmus auszuführen, eine erblich überkommene Eigenschaft sah. In ihren letzten Arbeiten stellen sich jedoch Pfeffer (1909) und Semon (1908) auf einen Standpunkt, der, was das Zustandekommen der Schlafbewegungen anbetrifft, nicht so wesentlich von einander verschieden ist, als dies nach der obigen Gegenüberstellung scheinen könnte. Pfeffer hält die erbliche Fixierung einer tagesrhythmischen Bewegungs-Disposition nicht für ausgeschlossen, jedoch nicht für nötig für das Zustandekommen der Schlafbewegungen (S. 389). Semon sieht in den Nachwirkungen der Tagesperioden das Zeichen einer erblich über-

kommenen Bewegungs-Tätigkeit, in ihrem Ausklingen bei Konstanz der Außenbedingungen ein Unterdrücktwerden der Bewegungen. Er hält aber ein Zusammenwirken dieses erblich überkommenen Rhythmus mit den Original-Reizen nicht für erforderlich für das Zustandekommen der Schlafbewegungen (S. 234).

Es stehen sich also in dem Kernpunkt der Frage nur noch 2 Anschauungen gegenüber, wovon die eine die Schlafbewegungen durch eine Modifikation der autonomen Bewegungen, die andere sie unabhängig von der autonomen Bewegungstätigkeit zustande kommen lassen will. Die bei Calendula gewonnenen Resultate geben, wie wir sehen werden, Anhaltspunkte, die mehr dafür sprechen, daß die Schlafbewegungen auch unabhängig von der autonomen Bewegungstätigkeit ausgeführt werden können. Leider führten einige Versuche, die gerade in dieser Hinsicht noch weiterhin klärend sein sollten, wegen der ungünstigen Jahreszeit bisher zu keinen definitiven Resultaten.

Würden die Schlafbewegungen auf einer Regulation der autonomen Bewegungen beruhen, so sollte man annehmen, daß die Reaktion stets die gleiche wäre bei regelmäßigem Beleuchtungswechsel mit kürzeren oder längeren Perioden als beim Tageswechsel. Kommen dagegen die Schlafbewegungen unabhängig von den autonomen Bewegungen zustande, so müssen sich Unterschiede in den Reaktionen zeigen, je nachdem, ob die resultierende Bewegung aus der Summe der autonomen und der aitiogenen oder aus der Differenz beider besteht. Am geeignetsten zur Beurteilung dieser Frage sind die Versuche mit Calendula im 6:6stündigen Beleuchtungswechsel. Die autonomen Bewegungen halten bei Calendula ungefähr einen 12stündigen Rhythmus ein. Folglich muß bei einem 6stündigen Beleuchtungswechsel immer eine Öffnungs- und Schließbewegung mit der autonomen annähernd zusammenfallen, die nächste aber ihr entgegenwirken. In der Tat ist bei 13 Kurven von Blumen, die sich im 6:6stündigen Rhythmus bewegen mußten, fast immer eine solche Summations- und Differenzwirkung wahrzunehmen. Bei Kurve 10 (S. 398) würden die Bewegungen in den Tagesstunden die Resultante aus der Differenz, die Bewegungen in den Nachtstunden aus der Summe der aitiogenen und der

autonomen Bewegung sein, und das Maximum der letzteren in den Nachmittagsstunden jedes Tages zu suchen sein. — Noch deutlicher prägen sich diese Verhältnisse in Kurve 39 aus, wo der hypothetische Gang der autonomen Bewegung mit einer etwas dünneren Linie eingezeichnet ist.

No. 39. Calendula arvensis. Anfang Januar ausgesät. Im Gewächshaus bis zum 12. April. Dann 6 : 6 stündiger Beleuchtungswechsel. Tantallampen. Am 18. April Blume verblüht. Temperatur zwischen 14° und 19,5°.

Entsprechende Versuche mit Bellis gaben keine Anhaltspunkte zur Entscheidung dieser Frage, da bei der starken Fähigkeit dieser Pflanze auf Übergangsreize zu reagieren, die autonome Bewegungstätigkeit stark zurücktritt. Die Kurven der Versuche im 4, 2 und 1 stündigen Beleuchtungswechsel zeigen jedoch, daß die Blumen bei den aitiogenen Bewegungen

unter Umständen einen Widerstand zu überwinden haben. Außerdem habe ich im vorigen Kapitel einige Punkte hervorgehoben, die nach meiner Meinung ebenfalls dafür sprechen, daß bei Bellis eine etwa den Tagesperioden entsprechende, autonome Bewegungstätigkeit vorhanden ist. Damit ist jedoch nichts darüber ausgesagt, was für eine Wirkung die autonomen Bewegungen bei dieser Pflanze beim Zustandekommen der Schlafbewegungen ausüben. Ich glaube, daß sie auch bei dieser Pflanze nicht dafür nötig, wohl aber vorhanden sind. Bei Calendula treffen im Tageswechsel die autonomen Bewegungen und die aitiogenen Reaktionen zusammen, denn nach den oben ausgesprochenen Anschauungen ist der Gang der autonomen Bewegungen abhängig von der ersten Aufblühbewegung. Da nun das Öffnen der Knospen unter dem Einfluß von Licht und Temperatur steht und in der Natur stets am Tage erfolgt, die autonomen Bewegungen aber annähernd 24 Stunden zu einem Hin- und Rückgang beanspruchen, so fallen bei Calendula die autonomen und die aitiogenen Bewegungen ungefähr zusammen.

Die Frage, ob die autonome, tagesrhythmische Bewegungsfähigkeit durch den immer wiederkehrenden Wechsel von Tag und Nacht im Laufe der Entwicklung erworben ist, wird durch meine Untersuchungen nicht berührt. Das Tempo dieser Bewegungen kann ebensogut durch Selektionsvorgänge bestimmt worden sein. Daß es sich bei dieser Tätigkeit nicht um Nachwirkungen handelt von Reizvorgängen aus der Zeit, in der sich die Pflanze selbständig entwickelt hat, geht aus den Versuchen hervor, bei denen die Pflanzen von der Aussaat an bis zur Blütezeit in ganz unregelmäßigem Beleuchtungs- und Temperaturwechsel gehalten wurden. Dennoch zeigen sich die großen Schwingungen im ca. 12stündigen Rhythmus (Kurven 17, 18). Ob diese autonome Bewegungstätigkeit während der Reife des Samens erworben oder ererbt ist, bleibt natürlich offen. Leider konnten die Beobachtungen nicht noch an einer zweiten Generation fortgesetzt werden, da die Aufzucht dieser Pflanzen einen großen Aufwand von Zeit, Mühe und Kosten durch den starken Verbrauch an Elektrizität erfordert. Ich habe daher nicht den Versuch gemacht, durch künstliche Bestäubung von den schwachen Pflanzen Samen zu erziehen.

4. Die Schlafbewegungen bei anderen Blüten und bei Blättern.

a) Blüten.

Die nyctinastischen Bewegungen der Blüten sind der Gegenstand zwar sehr vieler, aber nur selten eingehender Untersuchungen gewesen. Definitiv läßt sich daher noch nicht die Frage lösen, inwieweit die Bewegungen bei den Blüten durch allgemein gültige Gesetze bestimmt werden. Wenn ich jetzt schon Vergleiche zu ziehen wage, so geschieht es, um darauf aufmerksam zu machen, daß die bisherigen Versuchsergebnisse bei den auf Temperaturveränderung reagierenden Blüten keine Beweise liefern, daß es sich in diesem Fall um prinzipiell andere Vorgänge handelt, als bei den auf Licht reagierenden Blüten. Die früheren Deutungen der Versuche weichen freilich von den meinigen ab.

Pfeffer gibt (1873) mit Bezug auf Crocus und Tulipa an, daß eine Temperatur-Steigerung am Morgen sehr leicht zu einer Öffnungsbewegung führt, dagegen ungleich schwerer am Abend. Seite 196 heißt es dann weiter: »Dieser Unterschied wird bei Ficaria noch ansehnlicher und tritt in noch höherem Grade bei Galanthus hervor, dessen Blüten abends durch dieselbe Temperatur-Steigerung eine partielle Öffnung erfahren, durch welche sie am Morgen, auch ohne Mitwirkung von Beleuchtung, leicht vollkommen geöffnet werden. Damit ist aber die Verbindungsbrücke zu den noch geringeren Bewegungen geschlagen, welche Temperatur-Erhöhung an den kurz zuvor geschlossenen Blüten der Kompositen und von Oxalis hervorzurufen vermögen«. Wurden Blüten von Leontodon hastilis, Taraxacum officinale usw. am Tage durch starke Abkühlung geschlossen gehalten, so konnten sie abends durch Temperatur-Erhöhung geöffnet werden. Wurden diese Blüten am nächsten Morgen, als sie sich wieder geschlossen hatten, dem Licht ausgesetzt, so öffneten sie sich etwas verspätet und nicht ganz vollständig noch an demselben Tage. Pfeffer sieht in diesem Verhalten das Bedürfnis der Pflanzen, durch eine Ruheperiode den Zustand wieder herzustellen, welcher auf Temperatur-Steigerung das beschleunigte Wachstum dieser Gewebekomplexe gestattet. Er schließt ferner aus seinen Versuchen, daß die Öffnungsbewegung bei Erwärmung nur bis zu einem bestimmten Temperatur-

Maximum stattfindet. Dieses Maximum liegt für Crocus zwischen 27 und 29°, für Tulpenblüten ungefähr bei 30°. Bei weiterer Erwärmung findet eine Schließbewegung statt. Wird die Blüte nach Übersteigung dieses Maximums, wenn also die Schließbewegung schon begonnen hat, auf eine Temperatur unterhalb des Maximums abgekühlt, bei der vorher noch eine Öffnung stattfand, so ist sie jetzt nicht wieder zum Öffnen zu bringen, sondern schließt sich weiter.

Untersuchungen von Jost führten 1898 zu etwas abweichenden Ergebnissen. Er stellte fest, daß eine Schließbewegung nicht erst bei dem von Pfeffer angegebenen Temperatur-Maximum stattfand, sondern auch schon bei niederen Temperaturen, wenn sie konstant gehalten wurden. Jost nimmt auf Grund seiner Versuchsergebnisse an: »daß nach jeder durch Temperatur-Steigerung hervorgerufenen Öffnungsbewegung der Tulpe bei fernerhin konstanter Temperatur etwa im Lauf der zweiten Stunde eine rückgängige Bewegung beginnt, die stundenlang fortdauert, aber meistens nicht zum völligen Schlusse führt.« (S. 349).

Diese Anschauung Jost's nähert sich mehr der meinigen als diejenige Pfeffers. Seine Deutung der Versuche mit Blüten, die auf Temperaturwechsel reagieren, besagen, daß diese durch Gesetze bedingt sind, die wesentlich anders sind, als bei den auf Lichtwechsel reagierenden Blüten. Nun kommt es freilich darauf an, was Pfeffer unter der Ruheperiode versteht, die den reaktionsfähigen Zustand der Blüte wiederherstellen soll. Meint er damit einen bestimmten Zeitraum, in dem die Blume geschlossen sein muß, ehe die nächste Öffnungsbewegung stattfinden kann, so findet sich scheinbar ein ähnliches Bedürfnis, bei den auf Licht reagierenden Blüten unter bestimmten Umständen (Kurve 24). Es hat sich jedoch gezeigt, daß sich in diesem Fall Nachwirkungen der früheren Lichtperiode geltend machen, und daß die Blume unter andern Bedingungen befähigt ist, fast ohne dazwischen liegender Ruheperiode ihre Bewegungen auszuführen (Kurve 10). Es fragt sich, ob nicht ähnliche Bedingungen auch bei Crocus und Tulipa die Öffnungsbewegung am Abend nach Erwärmung verhindert resp. verringert haben. Weitere Versuche müßten diese Frage erst entscheiden.

Versteht Pfeffer jedoch unter Ruhebedürfnis nur die Zeit, die erforderlich ist, um die Stimmung der Pflanze so zu verändern, daß bei Einwirkung der früheren Temperatur ein neuer Reiz ausgelöst wird, so deckt sich diese Anschauung mit den bei Calendula beobachteten Verhältnissen. Es ist aber, wie wir gesehen haben, nicht nötig, daß die Blume während dieser für die Stimmungsänderung erforderlichen Zeit keine Bewegung ausführt (Kurve 10).

Die Beobachtung Josts, daß nach einer Öffnungsbewegung nach Erwärmung bei fernerhin konstanter Temperatur immer eine Schließbewegung folgt, legt mir den Gedanken nahe, daß es sich bei Crocus und Tulipa entweder auch um autonome Bewegungen handelt, die es verhindern, daß die Blüten dauernd offen bleiben, oder aber die Wärmestrahlen lösen auch zwei Reizketten aus, die zu zwei entgegengesetzten Reaktionen führen. Es wäre sehr zu wünschen, wenn durch weitere, eingehend durchgeführte Untersuchungen die vielen offnen Fragen über die nyctinastischen Bewegungen der Blüten, besonders auch der auf Temperaturveränderung reagierenden gelöst würden. Für diese Versuche ist ja leider der in den meisten Instituten herrschende Mangel an Räumen mit konstanter Temperatur ein sehr erschwerendes Moment.

b) Blätter.

Veranlaßt durch einige Bemerkungen Pfeffers (33, 430—433) möchte ich noch den Versuch machen, einen Vergleich zwischen den Schlafbewegungen von Calendula und denen bei Laubblättern beobachteten zu ziehen. Ich beziehe mich hierbei, was die letzteren anbelangt auf die Arbeit von Pfeffer (1907) und auf die Versuche von Jost (1897). Leider sind stets in erster Linie Laubblätter mit Variationsbewegungen berücksichtigt worden. Die nutierenden Blätter würden wegen der übereinstimmenden Bewegungsmechanik zu einem Vergleich mit Blüten geeigneter sein.

Da nicht alle die untersuchten Laubblätter sich ganz gleich verhalten, ebensowenig wie die Blüten, so will ich nur einen Vergleich zwischen je einem Vertreter durchführen und wähle zu diesem Zweck Calendula und Phaseolus. Die Bewegungen dieser beiden Objekte sind wohl am genausten untersucht und zeigen manche Ähnlichkeit in ihrem Reaktionsvermögen. Bei

beiden ist der Übergang in die Schlafstellung am Abend auf die Belichtung am Morgen zurückzuführen. Diese Bewegung ist in beiden Fällen aber nur transitorisch, da die Tagstellung auch bei Dunkelheit wieder erreicht wird. Die gleichen Versuche haben bei den beiden Pflanzen natürlich darum doch nicht ganz übereinstimmende Resultate. Ich will die entsprechenden Versuchsergebnisse gegenüberstellen. Es werden sich daraus Anhaltspunkte ergeben für die Frage, ob wir es in beiden Fällen mit übereinstimmenden Vorgängen in den Pflanzen zu tun haben.

Die normale, tagesrhythmische Bewegung wird von Calendula ungefähr ebenso ausgeführt wie von Phaseolus. Die Blüte schließt sich im Licht und beginnt sich noch während der Dunkelperiode wieder zu öffnen. Bei Calendula wird die Öffnungsbewegung durch den Übergangsreiz des Lichtes beschleunigt. Es muß noch erwähnt werden, daß es sich dabei nicht um eine tropistische Bewegung handelt, wie sie bei Phaseolus vorkommt. Die Lichtrichtung ist ganz gleichgiltig für das Zustandekommen der Bewegung. Während die Blätter von Phaseolus in der Tagstellung mehrere Stunden verweilen, und autonome Oscillationen ausführen, kehrt bei Calendula die Bewegung in ihrem Höhepunkt sehr scharf um und geht in die Schließbewegung über. Ist die Blüte geschlossen, so macht sie bei fortgesetzter Beleuchtung keine rhythmischen Bewegungen mehr. Bei Phaseolus konnte Pfeffer dagegen noch nach 7 Tagen Nachwirkungen beobachten. Jedoch ließen Pflanzen, die in kontinuierlicher Beleuchtung erzogen waren, keine tagesrhythmischen Bewegungen erkennen. Der schließende Reiz des Lichtes ist also bei Calendula ungleich stärker. — Die Kurven im 6 : 6 stündigen Beleuchtungswechsel entsprechen sich bei den beiden Pflanzen ziemlich genau, und die im 18 stündigen Rhythmus weichen nur insofern voneinander ab, als bei Phaseolus das Heben des Blattes erst im Licht beginnt und in der Dunkelperiode die autonomen Bewegungen eintreten. — Von den Versuchen im 4- und 2-stündigen Rhythmus gibt Pfeffer leider keine Kurven wieder. Die Versuche, bei denen 22 Stunden belichtet und 2 Stunden verdunkelt wurden, zeigen wesentliche Unterschiede. Bei Phaseolus ist die Wirkung der Dunkelperiode wenig bemerkbar. Sie zeigt sich nur in einer etwas stärkeren Hebung des Blattes im Laufe

von 24 Stunden gegenüber den autonomen Schwingungen, die es in dem Rest der Tageszeit ausführt. Calendula macht Bewegungen, die in ihrem Ausmaß nur wenig hinter den normalen zurückbleiben. — Bei 6stündiger Verdunkelung und 18stündiger Belichtung sind die Ausschläge bei Phaseolus schon bedeutender und wachsen durch Akkumulation. Bei Calendula ist kein Unterschied mehr mit den normalen Bewegungen. Daraus spricht, daß Calendula empfindlicher für eine Stimmungsänderung ist. Infolgedessen kann eine Akkumulation der Bewegungen überhaupt nicht zum Ausdruck kommen. — Das Verhalten von Calendula in dauernder Dunkelheit wäre nur zu vergleichen mit den Bewegungen der Blätter bei den von Jost (1897) angestellten Versuchen, da Phaseolus sehr bald kränkelt, wenn die ganze Pflanze verdunkelt ist. Jost untersuchte nämlich die Bewegungen eines Blattes von Phaseolus multiflorus im dunkeln Raum, während die Pflanze selbst am Licht stand. Er hatte sich die Frage gestellt, in welcher Weise die Bewegungen dieser Blätter von der Temperatur abhängen und fand, daß Erwärmung ein Heben des Blattes, Abkühlung ein Senken der Spreite zur Folge hatte. Diese Ergebnisse stimmen nicht überein mit den Beobachtungen Pfeffers, der nach einer Temperatur-Erniedrigung ein deutliches Heben, nach Temperatur-Erhöhung ein Senken der Spreite feststellte. Die Arbeit von Jost gibt leider keine näheren Belege über die Bewegungen des Blattes bei dauernd konstanter Temperatur. Er gibt nur an, daß Nachwirkungen stets zu beobachten sind und daß es ihm nicht gelungen sei, etiolierte Blätter zu erziehen, die völlig frei von Nachwirkungen waren. Da die Blätter aber erst im dunkeln Raum gewachsen waren, und die Bewegungen unabhängig von denen der belichteten Blätter ausgeführt wurden, so können jene, wenn es sich dabei in der Tat nur um Nachwirkungen handelt, nur die Folge von Bewegungen sein, die durch Temperatur-Schwankungen während der Ausbildung des Blattes induziert worden waren. Es fehlen hier leider also die genügenden Belege zu einem Vergleich mit Calendula. Erst durch diese Versuche ließe es sich entscheiden, ob bei Phaseolus auch eine autonome, rhythmische Bewegungstätigkeit ausgebildet ist, die nicht erst eingeleitet wird durch aitiogene Einflüsse. Sollte sie festgestellt werden können, so

würde das Auftreten der sekundären Maxima im 6- und 18-stündigen Rhythmus, die Pfeffer beobachtete, leicht erklärlich sein. Die bisher als Nachschwingungen bezeichneten Bewegungen wären dann aber wohl auch anders zu beurteilen. Calendula beweist, daß das Licht imstande ist, die großen autonomen Schwingungen vollständig zu unterdrücken. Es ist daher die Möglichkeit vorhanden, daß die Neigung zu derartigen Bewegungen neben den kleinen autonomen Oscillationen auch bei Blättern vorhanden ist, daß die Bewegungen aber infolge der dauernden Belichtung allmählich unterdrückt werden. In meiner Vermutung bestärkt mich die Tendenz sämtlicher untersuchter Blätter, die Nachschwingungen mehr oder weniger in einem 24stündigen Turnus auszuführen. —

Wenn es sich bestätigen sollte, daß die autonomen Bewegungen der Blüten erst durch den Aufblühvorgang als Gegenreaktion ausgelöst werden, und bei den Blättern ebenfalls eine autonome ungefähr tagesrhythmische Periodizität nachgewiesen würde, so sind für diese Bewegungen der Blätter natürlich andere Ursachen zu suchen als bei den Blüten.

Natürlich sollen mit diesen Mutmaßungen die bisherigen Anschauungen nicht widerlegt sein, besonders, da nicht einmal eigene Versuche mit Blättern vorliegen. Es sollte jedoch aufmerksam gemacht werden auf die Möglichkeit einer Deutung der Versuche, die von derjenigen Pfeffers abweicht. Es scheint mir, daß dieser Deutungsversuch auch deshalb nicht ganz von der Hand zu weisen ist, weil sich in der Literatur eine Anzahl von Angaben findet über periodisches Wachstum im Pflanzenreich, das unabhängig von den äußeren Einflüssen im tagesrhythmischen Wechsel sich steigerte und sank.

Baranetzky (1879) fand bei Keimlingen von Brassica rapa, die im Finstern erzogen waren, eine Periodizität des Wachstums, die er als eine erworbene Gewohnheit ansieht. Er gibt nicht an, wie groß die Temperatur-Schwankungen bei seinen Versuchen waren, sondern nur, daß er sich überzeugt habe, daß das Wachstum dadurch nicht beeinflußt wurde. Bei Sprossen von Gesneria tubiflora und Helianthus tuberosus, die im Dunkeln erzogen waren, war keine Periodizität im Wachstum zu erkennen. Baranetzky schließt deshalb, daß bei allen Pflanzen die Perio-

dizität nicht gleich stark ist, bei ein und derselben Pflanze auch im Lauf der Entwicklung wechselt.

Godlewski (1889) gibt an, daß er bei etiolierten Phaseolus-Epicotylen verschiedene Resultate erzielt habe. Die Pflanzen aus der Ernte von 1887 zeigten eine Periodizität, dagegen fehlte sie bei den Pflanzen von der Ernte 1888. Leider werden genauere Angaben von diesen Versuchen nicht gemacht.

Schließlich liegen noch Aufzeichnungen von Stebler (1878) vor, daß Keimlinge von Secale cereale, die am 20. Mai ausgesät waren und bis zum Beginn der Messungen am 22. Mai dunkel standen bei fast konstanter Temperatur auch weiter unter diesen Bedingungen deutliche tagesperiodische Wachstums-Schwankungen zeigten. (S. 106 Tab. 10, Kurve VI). Wenn ich diese Angaben und die eigenen Beobachtungen auch nicht für genügend ansehe, um die Existenz einer fixierten Periodizität zu beweisen, denn es könnten in allen Fällen auch Nachschwingungen des bei der Reife des Samens induzierten Tageswechsels gewesen sein, so halte ich doch eine solche Möglichkeit nicht für ausgeschlossen und hoffe, daß die vorliegende Arbeit zu weiteren entscheidenden Versuchen anregt.

Die vorliegende Arbeit ist im botan. Institute der Universität Freiburg i. B. in den Jahren 1908/09 ausgeführt.

Ich danke hiermit Herrn Professor Oltmanns, daß er mir die erforderlichen Hülfsmittel zur Verfügung stellte, um auf seiner eignen Arbeit aufbauend, weitere Beiträge zur Beantwortung der Frage nach den periodischen Bewegungen der Blüten liefern zu können. Herrn Dr. Kniep danke ich für die vielseitige Anregung und Unterstützung, die er mir hat zuteil werden lassen und Herrn Garteninspektor Eibel für sein freundliches Entgegenkommen, wodurch er mir die Arbeit wesentlich erleichtert hat.

Literatur.

1. Hartnetzky, Die tägliche Periodizität im Längenwachstum der Stengel. Mém. de l'Acad. d. sc. de St. Petersbourg. 1879. **27**, no. 2.

2. Hasslin, Über die Untersuchungen der periodischen Bewegungen der Blumen und Laubblätter. Flora. 1873. **31**, 433.

3. Blaauw, Die Perzeption des Lichtes. Recueil des Travaux Néerlandais. 1909. **5,** 209.
4. Bose, Plant Response. New York and Bombay. 1906.
5. Bert, P., Recherches sur les mouvements de la Sensitive. Mém. d. l. Société d. sc. phys. et nat. d. Bordeaux. 1870. **8,** 1.
6. Burgerstein, Über die nyctitropischen Bewegungen der Perianthien. Österr. bot. Zeitschr. 1901. No. 6.
7. —, Über die Bewegungserscheinungen der Perigonblätter von Tulipa und Crocus, Österr. Schulprogramme. 1902.
8. Darwin, Ch. u. F., Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Übersetzt von Carus. Stuttgart. 1881.
9. Darwin, F., u. Pertz, D. F. M., On the artificial Production of Rhythm in Plants. Ann. of bot. 1903. **17,** 93.
10. De Candolle, Pflanzenphysiologie. 1835. **2,** 28.
11. —, Mém. présentés à l'instit. des sciences par divers savans. 1805. **1,** 337.
12. Dutrochet, Réveil et sommeil des fleurs. Ann. d. sc. nat. 1836. [1] **6,** 177.
13. —, Histoire des Végetaux et des Animaux. 1837. **1,** 469.
14. Fröschel, Untersuchungen über die heliotropische Präsentationszeit. II. Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien. 1909. **68** , 1247.
15. Godlewski, Über die tägl. Periodizität des Längenwachstums. Anz. d. Akad. d. Wiss. z. Krakau. 6. VI. 1889. L. V.
16. Hansgirg, Neue Untersuchungen über den Gamo- und Karpotropismus sowie über die Reiz- und Schlafbewegungen der Blüten und Laubblätter. Sitzgsber. d. Böhm. Gesell. d. Wissensch. 1896. **34.**
17. —, Physio-phytol. Untersuchungen. Prag. 1893.
18. —, Neue Beiträge zur Pflanzenbiologie, nebst Nachträgen zu meinen phytodynamischen Untersuchungen. Beih. bot. Centralbl. 1902. S. 267, 272.
19. Hensel, P., On the Mouvements of Petals. University Studies. Nebraska. 1905. **5.** No. 3.
20. Hoffmann, Recherches sur le sommeil des plantes. Ann. sc. nat. Bot. 1850. [3.] **14,** 310.
21. Hofmeister, Über die Mechanik der Reizbewegungen von Pflanzenteilen. Flora. 1862. **20,** 497.
22. Jost, Über die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationstätigkeit. Jahrb. f. wiss. Bot. (Pringsh.) 1895. **27,** 403.
23. —, Über die periodischen Bewegungen der Blätter von Mimosa pudica im dunkeln Raum. Bot. Zeit. 1897. **55,** 17.
24. —, Beiträge zur Kenntnis der nyctitrop. Beweg. Jahrb. f. wiss. Bot. (Pringsh.) 1898. **31,** 343.
25. Kerner, Pflanzenleben. 2. Aufl. 1898. **2,** 192.
26. Linné, Philosophia botanica. II. Aufl. 1763. S. 276.
27. Meyen, Pflanzenphysiologie. 1839. **3,** 493.
28. Oltmanns, Über das Öffnen und Schließen der Blüten. Bot. Zeit. 1895. **53,** 31.
29. Pfeffer, Referat eines Vortrages aus den Sitzgsber. d. Ges. zur Beförderung der gesamten Naturwissenschaften zu Marburg. Bot. Zeit. 1873. **31,** 239.

30. Pfeffer, Physiolog. Untersuchungen. Leipzig. 1873.
31. —, Periodische Bewegungen der Blattorgane. Leipzig. 1875.
32. —, Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. 1904. **2**, 484.
33. —, Unters. über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. Abhandl. der math. phys. Klasse d. Kgl. Sächs. Gesell. der Wiss. 1907. **30**, 259.
34. —, Die Entstehung der Schlafbewegungen bei Pflanzen. Biol. Centralbl. 1909. **28**, 389.
35. Pringsheim, Einfluß der Beleuchtung auf die heliotrop. Stimmung. Beitr. z. Biol. d. Pflanz.. (Cohn). 1907. **9**, 263.
36. —, Studien zur heliotropischen Stimmung und Präsentationszeit. Habilitationsschrift. Halle. 1909. Außerdem Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. 1909.
37. Ratschinsky, Notice sur quelques mouvements opérés par les plantes sous l'influence de la lumière. Ann. sc. nat. Bot. 1858. [4.] **9**, 164.
38. Royer, Sur le sommeil des plantes. Ann. sc. nat Bot. 1868. [5.] **9**, 345.
39. Sachs, Experimentalphysiologie. S. 496.
40. —, Die vorübergehenden Starrezustände periodisch beweglicher und reizbarer Pflanzenorgane. Flora. 1863. **21**, 449.
41. —, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. II. Aufl. 1887. S. 651.
42. Semon, Über die Erblichkeit der Tagesperiode. Biol. Centralbl. 1905. **25**, 241.
43. —, Hat der Rhythmus der Tageszeiten bei Pflanzen erbl. Eindrücke hinterlassen? Biol. Centralbl. 1908. **28**, 225.
44. Stahl, Über den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen. Bot. Zeitg. 1897. **55**, 71.
45. Stebler, Untersuchungen über das Blattwachstum. Jahrb. f. wiss. Bot. (Pringsh.). 1878. **11**, 47.
46. Treviranus. Physiologie der Gewächse. 1838. **2**, 753, 778.

Freiburg, Botanisches Institut der Universität. Juli 1909.

Fürstl. priv. Hofbuchdruckerei (F. Mitzlaff)
Rudolstadt.